3.K.134

BOSTON
MEDICAL LIBRARY
8 THE FENWAY

MANUEL D'ANATOMIE COMPARÉE

DES

VERTÉBRÉS

Digitized by the Internet Archive
in 2011 with funding from
Open Knowledge Commons and Harvard Medical School

http://www.archive.org/details/manueldanatomiec00wied

541

MANUEL
D'ANATOMIE COMPARÉE
DES
VERTÉBRÉS

PAR

R. WIEDERSHEIM

PROFESSEUR D'ANATOMIE HUMAINE ET COMPARÉE A L'UNIVERSITÉ DE FRIBOURG EN BRISGAU

Traduit sur la deuxième édition allemande

PAR

G. MOQUIN-TANDON

Professeur de Zoologie et d'Anatomie comparée à la Faculté des Sciences de Toulouse

---

OUVRAGE ORNÉ DE 302 FIGURES

PARIS

C. REINWALD, LIBRAIRE-ÉDITEUR

15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

1890

Tous droits réservés

BOSTON MEDICAL
NOV 16 1917
LIBRARY

AVANT-PROPOS

L'ouvrage, dont nous offrons aujourd'hui la traduction au public, nous paraît combler très heureusement une lacune dans notre littérature scientifique. Il n'existe, en effet, jusqu'à présent, aucun livre qui résume sous une forme didactique et concise l'ensemble de nos connaissances actuelles sur l'organisation des Vertébrés. Les Traités d'anatomie que nous possédons sont plus ou moins anciens et, quelque remarquables qu'ils soient d'ailleurs, quelque utiles qu'ils soient à consulter, ils ne présentent plus qu'un tableau nécessairement incomplet de la morphologie de ce groupe important d'animaux.

Depuis une vingtaine d'années, la morphologie des Vertébrés, un peu délaissée par les naturalistes qui trouvaient dans le vaste domaine des Invertébrés un champ fertile en découvertes, a pris un nouvel essor sous l'influence des doctrines transformistes. Les nombreuses recherches d'embryologie entreprises de toutes parts ont conduit à des résultats inattendus, que la seule comparaison des organes entre eux eût été impuissante à nous faire connaître. Outre l'embryologie, l'histologie, la paléontologie ont été largement mises à contribution. Les notions ainsi acquises sur l'ensemble des appareils organiques ont permis, non seulement de rectifier des rapprochements erronés, de découvrir des ressemblances fondamentales masquées par des caractères différentiels tout à fait secondaires, de mieux préciser enfin les rapports des différentes parties, mais encore « de donner l'explication de nombreux organes ou

parties d'organes qui, sous leur forme atrophiée ou rudimentaire chez l'animal adulte, sont complètement incompréhensibles ».

La morphologie des Vertébrés est ainsi entrée dans une voie féconde où elle réalise chaque jour de nouveaux progrès. Les recherches se multiplient, les travaux s'accumulent; mais cette masse de faits et de théories, de valeur d'ailleurs très inégale, épars dans une foule de recueils scientifiques, ne sont guère accessibles qu'aux savants de profession, et le public studieux de nos écoles réclame depuis longtemps un ouvrage qui lui présente, sous une forme succincte, l'ensemble des résultats acquis.

La publication du *Manuel* de M. Wiedersheim est sous ce rapport une véritable bonne fortune. Le savant professeur, que ses nombreux travaux sur les différents groupes de Vertébrés, sa vaste érudition, son expérience de l'enseignement avaient préparé de longue main à une œuvre de ce genre, a su résumer et condenser dans un petit nombre de pages nos connaissances les plus précises sur la morphologie de ces animaux. Par un choix judicieux des matières, il s'est attaché à présenter un tableau d'ensemble de l'organisation des différents types, insistant sur les rapports fondamentaux des organes, passant rapidement sur les faits qui n'offrent qu'un intérêt secondaire. Tout en se maintenant dans le cadre restreint qu'il s'est imposé, il n'a rien négligé d'essentiel; c'est ainsi qu'il n'est pas une découverte importante, pas un des résultats saillants mis en lumière dans ces dernières années, dont il n'ait tenu compte et qu'il n'ait exposé avec les développements qu'il comporte.

M. Wiedersheim ne s'est pas borné purement et simplement à passer en revue et à décrire les formes si diverses que revêtent les organes dans les différents types; mais, chaque fois que cela a été possible, il a essayé d'expliquer et d'interpréter ces variations en s'appuyant sur les données si importantes que nous fournissent l'embryologie et la paléontologie. Dans cette partie délicate de

son œuvre, il s'est d'ailleurs toujours tenu sur une sage réserve et s'est gardé avec soin des hypothèses aventurées, estimant avec raison que, dans un ouvrage élémentaire, les hypothèses ne doivent être admises qu'autant qu'elles sont basées sur un certain nombre de faits probants.

L'ouvrage est accompagné d'un grand nombre de gravures, dont quelques-unes sont tirées en couleur. La plupart sont originales : les autres sont empruntées aux sources les plus autorisées. Enfin, une large place a été faite aux figures schématiques ou demi-schématiques, si utiles dans certains cas pour faire comprendre la disposition et les rapports des organes complexes.

De son côté, l'éditeur, M. Reinwald, a donné les plus grands soins à l'exécution typographique de l'ouvrage et n'a rien négligé pour en assurer le succès matériel.

C'est avec confiance que nous offrons cette traduction à tous ceux qui veulent étudier l'anatomie comparée des Vertébrés, trop négligée de nos jours, convaincu qu'ils ne pourraient trouver ailleurs de guide meilleur et plus sûr.

G. Moquin-Tandon.

Toulouse, décembre 1889.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

Avant-propos v

Bibliographie des principaux ouvrages d'Anatomie comparée et d'Embryologie.. xiii

INTRODUCTION.

I. Définition et objet de l'Anatomie comparée 1

II. Développement et conformation du Vertébré 2

CHAPITRE PREMIER. — **Téguments** 16

Téguments des Poissons et des Dipnoïques 17

Téguments des Amphibiens 18

Téguments des Reptiles 19

Téguments des Oiseaux 20

Téguments des Mammifères 24

Glandes mammaires 27

Bibliographie 30

CHAPITRE DEUXIÈME. — **Squelette** 31

I. Squelette dermique 31

Bibliographie 34

II. Squelette intérieur 34

1. Colonne vertébrale 34

Colonne vertébrale des Poissons et des Dipnoïques 36

Colonne vertébrale des Amphibiens 40

Colonne vertébrale des Reptiles 44

Colonne vertébrale des Oiseaux 47

Colonne vertébrale des Mammifères 50

Bibliographie 52

2. Côtes 52

Côtes des Poissons et des Dipnoïques 53

Côtes des Amphibiens 54

Côtes des Reptiles 55

Côtes des Oiseaux 56

Côtes des Mammifères 57

3. Sternum 57

4. Épisternum 60

Bibliographie 61

5. Squelette céphalique 62

A. Crâne. Généralités et développement 63

B. Squelette viscéral. Généralités et développement 65

C. Os du squelette céphalique 67

Pages.

Squelette céphalique des Poissons 69
Squelette céphalique des Dipnoïques 74
Squelette céphalique des Amphibiens 76
Squelette céphalique des Reptiles 81
Squelette céphalique des Oiseaux 84
Squelette céphalique des Mammifères 87
Bibliographie 92
6. Membres 93
A. Membres impairs 94
B. Membres pairs 95
Ceinture scapulaire 95
Ceinture scapulaire des Poissons 95
Ceinture scapulaire des Amphibiens et des Reptiles 96
Ceinture scapulaire des Oiseaux 99
Ceinture scapulaire des Mammifères 100
Ceinture pelvienne 101
Ceinture pelvienne des Poissons et des Dipnoïques 101
Ceinture pelvienne des Amphibiens 102
Ceinture pelvienne des Reptiles 103
Ceinture pelvienne des Oiseaux 105
Ceinture pelvienne des Mammifères 105
Extrémités libres 107
Extrémités libres des Poissons et des Dipnoïques 107
Considérations générales sur les membres des Vertébrés supérieurs 110
Extrémités libres des Amphibiens 113
Extrémités libres des Reptiles 114
Extrémités libres des Oiseaux 116
Extrémités libres des Mammifères 118
Bibliographie 121
CHAPITRE TROISIÈME. — **Myologie** 122
I. Muscles cutanés 124
II. Muscles du squelette 124
Muscles pariétaux 124
Muscles pariétaux des Poissons, des Dipnoïques et des Amphibiens .. 125
Muscles pariétaux des Reptiles 126
Muscles pariétaux des Oiseaux 127
Muscles pariétaux des Mammifères 127
Muscles viscéraux 128
Muscles viscéraux des Poissons 128
Muscles viscéraux des Amphibiens 129
Muscles viscéraux des Amniotes 130
Muscles mimiques 131
Muscles des membres 134
Diaphragme 135
Bibliographie 136
CHAPITRE QUATRIÈME. — **Organes électriques** 137
Bibliographie 140
CHAPITRE CINQUIÈME. — **Système nerveux** 141
I. Système nerveux central 141
1. Moelle épinière 143
2. Encéphale 144

Pages.
3. Méninges craniennes et rachidiennes 149
Encéphale des Poissons 151
Encéphale des Dipnoïques 158
Encéphale des Amphibiens 158
Encéphale des Reptiles 160
Encéphale des Oiseaux 166
Encéphale des Mammifères 168
II. Système nerveux périphérique 173
1. Nerfs rachidiens 176
2. Nerfs craniens 178
Sympathique 187
Bibliographie 188
III. Organes des sens 190
Organes des sens de la peau 191
Organes en bâtonnet des Poissons, des Dipnoïques et des Amphibiens, éminences nerveuses 191
Bourgeons terminaux 194
Cellules ganglionnaires terminales 195
Bibliographie 198
Organe de l'odorat 198
Organe de l'odorat des Poissons 200
Organe de l'odorat des Dipnoïques 203
Organe de l'odorat des Amphibiens 204
Organe de l'odorat des Reptiles 205
Organe de l'odorat des Oiseaux 206
Organe de l'odorat des Mammifères 207
Organe de Jacobson 210
Appareil éjaculateur des Gymnophiones 211
Bibliographie 211
Organe de la vue 212
Organe de la vue des Poissons 215
Organe de la vue des Dipnoïques 216
Organe de la vue des Amphibiens 217
Organe de la vue des Reptiles et des Oiseaux 218
Organe de la vue des Mammifères 219
Rétine 220
Parties accessoires de l'œil 223
Bibliographie 226
Organe de l'ouïe 226
Organe de l'ouïe des Poissons et des Dipnoïques 230
Rapports de l'organe de l'ouïe avec la vessie natatoire des Poissons 232
Organe de l'ouïe des Amphibiens 233
Organe de l'ouïe des Reptiles et des Oiseaux 234
Organe de l'ouïe des Mammifères 235
Labyrinthe osseux et limaçon des Mammifères 237
Histologie du limaçon des Mammifères 240
Bibliographie 242
CHAPITRE SIXIÈME. — **Organes digestifs** 243
Intestin buccal 246
Dents 247

Pages.

Glandes de la bouche 236
Langue 255
Glande thyroïde 259
Thymus 261
Intestin antérieur proprement dit 263
Intestin moyen 267
Intestin terminal 269
Histologie de la muqueuse intestinale 270
Organes annexes du canal intestinal 274
Bibliographie 276

CHAPITRE SEPTIÈME. — **Organes de la respiration** 278
I. Branchies 278
II. Vessie natatoire et Poumons 287
Vessie natatoire 287
Poumons 288
Voies aériennes 289
Poumons proprement dits 295
Sacs aériens des Oiseaux 297
Pores abdominaux 304
Bibliographie 306

CHAPITRE HUITIÈME. — **Organes de la circulation** 308
Circulation fœtale 309
Le cœur et ses vaisseaux 313
Système artériel 321
Système veineux 323
Relations entre la mère et le fœtus 333
Réseaux admirables 338
Système lymphatique 338
Bibliographie 340

CHAPITRE NEUVIÈME. — **Organes génitaux et urinaires** 342
Glandes génitales 349
Organes urinaires 351
Organes urinaires des Poissons 351
Organes urinaires des Amphibiens 352
Organes urinaires des Reptiles et des Oiseaux 356
Organes urinaires des Mammifères 358
Organes génitaux 360
Organes génitaux des Poissons 360
Organes génitaux des Amphibiens 362
Organes génitaux des Reptiles et des Oiseaux 365
Organes génitaux des Mammifères 368
Organes d'accouplement 372
Capsules surrénales 377
Bibliographie 380

Index 383

BIBLIOGRAPHIE

Principaux ouvrages généraux d'Anatomie comparée et d'Embryologie.

A. E. von Baer. *Ueber Entwiklungsgeschichte der Thiere.* Königsberg, 1828-1837.

F. M. Balfour. *Traité d'embryologie et d'organogénie comparées.* Traduction française de H. A. Robin et F. Mocquard. 2 vol. Paris, 1883-1885.

H. G. Bronn. *Die Klassen und Ordnungen des Thierreiches.* Leipzig et Heidelberg. En cours de publication.

F. Jeffrey Bell. *Comparative anatomy and physiology.* London, 1885.

W. H. Caldwell. *The embryology of Monotremata and Marsupialia.* Part. I. Philos Transact. of de roy. Soc. T. 178. 1887. Renferme la bibliographie complète.

G. Cuvier. *Leçon d'anatomie comparée.* 2e édit. Paris, 1835-1846.

A. Dohrn. *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functions-Wechsels.* Leipzig, 1875.

Id. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.* Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel. 1882 et années suivantes.

A. Ecker. *Icones physiologicae.* Leipzig, 1852-1859.

M. Foster et F. M. Balfour. *Eléments d'embryologie.* Trad. française de E. Rochefort. Paris, 1877.

G. Gegenbaur. *Grundzüge der vergleichenden Anatomie.* Leipzig, 1870. Traduction française par Carl Vogt sous le titre de : *Manuel d'Anatomie comparée.* Paris, 1874.

Id. *Grundriss der vergleichenden Anatomie.* Leipzig, 1878.

E. Haeckel. *Generelle Morphologie der Organismen.* 2 vol. Berlin, 1866.

A. Haddon. *An Introduction to the study of embryology.* London, 1887.

O. Hertwig. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere.* 2e édit. Jena, 1888.

G. B. Howes. *An Atlas of practical elementary biology.* London, 1885.

T. H. Huxley. *Manual of the anatomy of vertebrates animals.* London, 1871.

A. Kölliker. *Embryologie.* Trad. française sur la 2e édition par Aimé Schneider. Paris, 1882.

Id. *Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* 2e édit. Leipzig, 1884.

A. Lang. *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.* Jena, 1889.

A. Macalister. *Introduction to animal morphology.* T. II (Vertébrés).

A. Milnes Marshall et C. H. Hurst. *A junior course of practical zoology.* 2e édition. London, 1888.

J. F. Meckel. *Traité général d'Anatomie comparée.* Trad. française. Paris, 1825-1833.

H. Milne Edwards. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux.* 14 vol. Paris, 1857-1865.

J. Müller. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.* Berlin, 1834-1845.

R. Owen. *Anatomy of Vertebrates.* 3 vol. London, 1866-1868.

T. J. Parker. *A course of instruction in zootomy (Vertébrés).* London, 1884.

H. Rathke. *Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.* Leipzig, 1861.

R. Remak. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere.* Berlin, 1850-1855,

V. Siebold et Stannius. *Handbuch der Zootomie.* Berlin, 1854. (L'anatomie des Poissons, des Amphibiens et des Reptiles a seule parue.)

C. Vogt et E. Yung. *Traité d'Anatomie comparée pratique.* Paris. En cours de publication.

R. Wiedersheim. *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, auf Grundlage der Entwicklungsgeschichte.* 2e édit. Jena, 1886.

K. Zittel. *Handbuch der Palaeontologie.* München et Leipzig. (En cours de publication.)

Ouvrages importants ne traitant que de certains groupes ou de certaines espèces (monographies, etc.).

POISSONS ET DIPNOÏQUES

L. Agassiz. *Recherches sur les Poissons fossiles.* 5 vol. avec atlas. 1833-1843.

H. Ayers. *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoër.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. T. XVIII. Nouv. suite T. XI. 1884.

F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch fishes.* London, 1878.

F. M. Balfour et W. N. Parker. *On the structure and development of Lepidosteus.* Philos. Transact. of the Roy. Soc. London, 1882.

Th. Bischoff. *Lepidosiren paradoxa.* Leipzig, 1840.

Cuvier et Valenciennes. *Histoire naturelle des Poissons.* 22 vol. 1828-1848.

C. Emery. *Fierasfer. Studi intorno alla sistematica, l'anatomia e la biologia delle specie mediterranee di questo genere.* Reale Accademia dei Lincei. 1879-1880. Anno CCLXXVII.

A. Günther. *Ceratodus.* Philos. Transact. of the Roy. Soc. London, 1871.

C. Hasse. *Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung der Wirbelsäule.* Jena, 1879. Partie spéciale, fasc. I et II. Jena, 1882. Vol. complémentaire, 1885.

B. Hatschek. *Studien über Entwicklung des Amphioxus.* Arbeiten a. d. zool. Institut der Universität Wien. 1882.

J. Hyrtl. *Lepidosiren paradoxa.* Abhdl. d. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 1845.

C. Kupffer. *Die Entwicklung des Herings im Ei.* Jahresb. d. Commission zur wissensch. Unters. der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1874-1876. Berlin, 1878.

P. Langerhans. *Untersuchungen über Petromyzon Planeri.* Verhdl. d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. 1875.

F. Leydig. *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie.* Leipzig, 1853.

Id. *Anatomische-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien.* Berlin, 1873.

W. Salensky. *Développement du Sterlet (Acipencer ruthenus).* Arch. de biologie. T. II, 1884.

A. Schneider. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

W. B. Scott. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten.* Morphol. Jahrb. T. VII, 1881.

Id. *The embryology of Petromyzon.* Journal of Morphology. T. I, 1887.

C. Vogt. *Embryologie des Salmones.* Neuchâtel, 1842.

AMPHIBIENS

H. Credner. *Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden.* Zeitschr. der Deutsch. Geol. Gesellsch. Leipzig, 1881-1886.

A. Dugès. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges.* Paris, 1834.

A. Ecker et E. Wiedersheim. *Die Anatomie des Frosches.* Braunschweig, 1864-1882.

J. G. Fischer. *Anatomische Abhandlungen über Perennibranchiaten und Derotremen.* Hamburg, 1861.

A. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.

M. Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre.* Pavie, 1854.

P. et F. Sarasin. *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren* 1884-1886. T. II. fasc. I et II. *Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus.* Wiesbaden, 1887.

R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen.* Jena, 1875.

Id. *Die Anatomie der Gymnophionen.* Jena, 1879.

REPTILES

J. F. van Bemmelen. *Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien.* I. Anatomischer Theil. Amsterdam, 1888.

Duméril et Bibron. *Erpétologie générale.* Paris, 1834-1851.

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier.* Tübingen, 1872.

H. Rathke. *Entwicklungsgeschichte* 1) *der Natter,* 2) *der Schildkröten,* 3) *der Crocodile.* Königsberg, 1837; Braunschweig, 1848 et 1866.

R. Wiedersheim. *Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus.* etc. Morph. Jahrb. T. I. 1876.

Id. *Labyrinthodon Rütimeyeri.* Abhdl. der Schweizer palaeontologischen Gesellschaft. T. V. 1878.

OISEAUX

W. Dames. *Ueber Archaeopteryx.* Palaeont. Abhandl. Herausgegeben von W. Dames und E. Kayser. T. II., fasc. 3. Berlin, 1884.

M. Fürbringer. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. I. Specieller Theil: Brust, Schulter und proximale Flügelregion der Vögel. II. Allgemeiner Theil: Resultate und Reflexionen auf morphologischem Gebiete, systematische Ergebnisse und Folgerungen.* Amsterdam, 1888.

M. v. Menzbier. *Vergleichende Osteologie der Pinguine,* etc. Bullet. Soc. impér. des Naturalistes de Moscou, 1887.

O. C. Marsh. *Odontornithes, a monograph on the extinct toothed birds of North America.* Washington, 1880.

F. Tiedemann. *Anatomie und Naturgeschichte der Vögel.* Heidelberg, 1810-1814.

MAMMIFÈRES

Van Beneden et Gervais. *Ostéographie des Cétacés.* Paris, 1868-1880.

E. D. Cope. *Report upon the U. St. geogr. Surveys west of* 100th *Meridian.* T. IV. Paleontology. 1877.

L. Frank. *Anatomie der Hausthiere.* Stuttgart, 1871.

Gurlt. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugethiere.* Berlin, 1860.

W. Leche. *Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora*, etc. K. Schwed. Acad. der Wissensch. T. XX. 1882.

Id. *Ueber die Säugethiergattung Galeopithecus.* Ibid. 1885.

L. Leidy. *The ancient fauna of Nebraska.* 1853.

Id. *Contributions to the extinct vertebrate fauna of the Western territories.* United States geological Survey. I. Washington, 1873.

O. C. Marsh. *Dinocerata, an extinct order of gigantic Mammals.* Washington, 1884.

J. F. Meckel. *Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica.* Leipzig, 1826.

L. Rütimeyer. *Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz.* Basel, 1861.

Id. *Beiträge zur Kenntniss des fossilen Pferdes.* Basel, 1863.

Id. *Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes.* Abhandl. der Schweiz. palaeontol. Gesellschaft. T. XXII. 1877.

Id. *Die natürliche Geschichte der Hirsche.* Ibid. 1880.

M. Weber. *Studien über Säugethiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung des Cetaceen.* Jena, 1886.

R. Wiedersheim. *Der Bau des Menschen als Zeugniss für seine Vergangenheit.* Berichte der Naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i/B. T. II. 1887.

INTRODUCTION

I

Définition et Objet de l'Anatomie comparée.

Avant de nous livrer à l'étude des formes diverses que peut présenter l'organisation des animaux et de les comparer entre elles, il est indispensable de s'enquérir au préalable de leur origine, c'est-à-dire des lois de leur développement. L'anatomie comparée a recours dans ce but à l'ONTOGÉNIE et à la PALÉONTOLOGIE. La première s'occupe de l'histoire du développement de l'individu, la seconde a pour objet la connaissance des organismes disparus et de leur succession géologique, c'est-à-dire leur histoire ancestrale (*phylogénie*).

Ces deux sciences se complètent l'une l'autre; l'ontogénie présente en effet dans l'évolution de l'individu la répétition des différentes étapes de l'évolution de l'espèce. Mais dans beaucoup de cas il ne s'agit pas d'une répétition pure et simple (*palingénèse*); très fréquemment au contraire surviennent des « falsifications » dues à l'adaptation, de telle sorte que les caractères primitifs ont complètement disparu ou sont plus ou moins effacés (*cénogénèse*). Deux facteurs, l'*hérédité* et la *variabilité*, jouent un rôle prépondérant dans ces phénomènes. La première représente le principe conservateur qui tend à maintenir et à perpétuer les caractères existants; la seconde tend à modifier constamment, sous l'influence du changement dans les conditions extérieures, le corps de l'animal, que nous devons par suite nous représenter, non comme fixe et immuable, mais en quelque sorte comme en voie de transformation continue. Les *adaptations* qui en résultent, si elles sont utiles à ceux qui les ont acquises, sont transmises par hérédité à leurs descendants et conduisent dans la suite des temps à des variations de plus en plus considérables. La connaissance de ce fait capital de l'*action réciproque* de l'*hérédité* et de l'*adaptation*, non seulement nous permet d'entrevoir la parenté des organismes en général, mais encore nous donne l'explication de nombreux organes ou parties d'organes, qui, sans cela, sous leur forme atrophiée ou rudimentaire chez l'animal adulte, seraient et resteraient incompréhensibles.

La connaissance des éléments anatomiques et celle des fonctions, c'est-à-dire l'HISTOLOGIE et la PHYSIOLOGIE sont aussi de la plus haute importance pour arriver à une conception claire et précise des rapports morphologiques. Ces différentes branches scientifiques se complètent mutuellement, conduisent par des voies différentes à un but commun et contribuent par là à faire progresser, dans une vaste mesure, notre connaissance de l'organisation animale, c'est-à-dire la *zoologie* dans son sens le plus large.

Les éléments anatomiques, ou éléments constitutifs du corps, se composent essentiellement de CELLULES et de FIBRES. Ils s'associent pour former les TISSUS; ceux-ci composent les ORGANES, dont la réunion constitue les SYSTÈMES D'ORGANES.

Les tissus se divisent en quatre groupes principaux :

1° Le TISSU ÉPITHÉLIAL avec le TISSU GLANDULAIRE qui en dérive;

2° Le TISSU DE SOUTIEN (tissus conjonctif, cartilagineux, osseux);

3° Le TISSU MUSCULAIRE;

4° Le TISSU NERVEUX.

Au point de vue physiologique les deux premiers peuvent être appelés tissus *passifs*, les deux derniers tissus *actifs*.

Sous le nom d'*organe* on désigne un ensemble de parties élémentaires remplissant une fonction déterminée, par exemple le foie qui sécrète la bile, les branchies et les poumons qui président à l'échange gazeux, le cœur qui joue le rôle de pompe sanguine, etc.

Les *systèmes d'organes* qui seront successivement étudiés dans ce livre sont les suivants : 1° les *téguments*, qui forment l'enveloppe extérieure du corps; 2° le *squelette;* 3° les *muscles*, avec les organes électriques; 4° le *système nerveux* et les organes des sens; 5° les organes de la *digestion*, de la *respiration*, de la *circulation*, les organes *urinaires*, et les organes *génitaux*.

II

Développement et Conformation du Vertébré.

Les éléments constitutifs du corps, c'est-à-dire les cellules, dérivent tous d'une *cellule primordiale* unique, de l'ŒUF. L'œuf est donc le point de départ de l'organisme tout entier. Son importance fondamentale exige que nous l'étudiions ici avec quelque détail; nous exposerons ensuite les principaux traits de son développement, en nous bornant à une esquisse sommaire, telle que le comporte le plan de cet ouvrage.

L'œuf non fécondé se présente sous la forme d'une vésicule ronde. Il se compose d'une membrane d'enveloppe appelée *membrane vitelline*, du *vitellus*, de la *vésicule germinative* et de la *tache germinative* (fig. 1).

L'œuf, dans sa forme primordiale telle que nous venons de la décrire, représente le type d'une CELLULE; le vitellus correspond au *protoplasma*,

la vésicule germinative au *noyau* et la tache germinative au *nucléole* (1). La membrane d'enveloppe, qui correspond à la membrane vitelline, n'est pas une partie intégrante de la cellule ; elle peut se développer par épaississement de la couche périphérique du protoplasma, et est ainsi un produit de différenciation.

Le vitellus se compose de deux substances différentes auxquelles on donne le nom de *vitellus formatif* et de *vitellus nutritif*. Leur répartition ou leur mélange dans l'œuf est très variable et a une grande importance, car elle influe sur le mode de segmentation que nous aurons à décrire plus loin. Pour le moment nous nous bornerons à dire que le vitellus formatif, doué de propriétés actives, prend *directement* part à la formation de l'embryon, tandis que le vitellus nutritif représente une sorte de réserve qui n'est employée que secondairement.

Pendant que l'œuf mûrit, s'accomplissent dans son intérieur des changements qui le préparent à recevoir la substance génératrice mâle. Ce n'est pas ici le lieu de décrire ces phénomènes, il nous suffit de savoir que le résultat final est *l'expulsion d'une partie de la vésicule germinative à la suite de phénomènes identiques à ceux qui accompagnent la division des cellules* (*karyokinèse*).

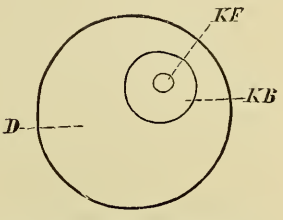


Fig. 1. — Œuf non fécondé. *D*, vitellus ; *KB*, vésicule germinative ; *KF*, tache germinative.

La signification de ce processus, la formation des *globules polaires*, est expliquée de la façon suivante par A. Weismann. Avec O. Hertwig et Strasburger, Weismann considère la *chromatine* comme la substance la plus importante de la cellule, comme le substratum matériel de la propriété évolutive, comme la *matière héréditaire*. Il pense que cette substance, qui constitue l'essence de la cellule, qui détermine sa forme et son développement futur, lui imprime ainsi son cachet spécifique. Partant de là il en déduit que la chromatine, qui gouverne la cellule-œuf jeune, encore en voie d'accroissement, et qui lui donne le caractère histologique particulier à l'espèce à laquelle elle appartient, ne peut pas être la même substance que la chromatine de l'œuf mûr, prêt à être fécondé, car celle-ci exerce des actions toutes différentes sur la cellule-œuf : elle détermine la segmentation ainsi que les phénomènes évolutifs qui lui font suite. Il admet donc que par la formation du premier globule polaire est expulsée de l'œuf la moitié de la substance nucléaire, à laquelle était dévolue jusqu'alors la suprématie, puisqu'elle imprimait à la jeune cellule-œuf son caractère histologique, qu'elle présidait à son développement histologique. Il donne à cette substance le nom d'idioplasma *histogène* de la cellule-œuf ou *plasma ovogène*. La découverte de la *loi du nombre des globules polaires*, d'après laquelle *il se forme toujours dans les œufs qui doivent être fécondés deux globules polaires et un seul dans les œufs parthénogénétiques*, apporte à cette manière de voir un puissant appui et exclut toutes

(1) La ressemblance entre la cellule et l'œuf s'étend aussi à la structure intime très complexe de leur protoplasma et de leur noyau. Dans l'un comme dans l'autre on distingue deux substances différentes : une substance spongieuse, disposée en réseau, le *spongioplasma* ou *chromatine*, et une substance plus fluide, le *hyaloplasma* ou *achromatine*, contenue dans les lacunes et les mailles de la première. Toutes les deux sont soumises à des changements continuels, principalement le spongioplasma du noyau, qui est appelé à jouer un rôle des plus importants dans la multiplication de la cellule, ou dans le processus de la segmentation de l'œuf.

autres interprétations des globules polaires, telles que celles qui ont été formulées précédemment par Minot, E. van Beneden et Balfour. Il en résulte aussi que le *premier* et le *deuxième* globule polaire sont de nature différente et que l'on ne peut pas considérer la substance nucléaire du *second* comme constituée par du plasma *ovogène*.

Weismann explique cette seconde bipartition de la substance nucléaire de la cellule-œuf de la façon suivante : Dans la génération sexuelle des quantités égales de substance héréditaire (chromatine) du père et de la mère s'unissent entre elles. Et, comme chacune de ces deux substances n'est pas complètement homogène, mais qu'elle est composée d'un certain nombre de substances *semblables* des ancêtres, de « plasmas ancestraux », comme les appelle Weismann, à chaque fécondation le nombre de ces plasmas ancestraux doit doubler. Quand la reproduction sexuelle a commencé jadis à apparaître, ce doublement a pu être possible sans augmentation de masse, tant que les différents plasmas ancestraux étaient représentés chacun par plusieurs unités. Mais, dès que le nombre de ces plasmas est devenu assez considérable pour que chacun d'eux ne pût plus être représenté que par une seule unité, il n'y eut qu'un moyen pour empêcher un accroissement illimité de la *masse* de la substance héréditaire, c'est-à-dire la *réduction de moitié du nombre* des plasmas ancestraux qui existaient dans chacune des deux cellules sexuelles. *Cette réduction s'opère*, suivant Weismann, *dans la cellule-œuf, par la formation du deuxième globe polaire;* son expulsion indique la séparation de la moitié des plasmas ancestraux. Il est clair que cette division doit s'opérer aussi dans la cellule germinative mâle, où cependant on n'a pu jusqu'à présent la constater avec la même certitude, bien que certains phénomènes de la spermatogénèse admettent cette interprétation. La théorie de Weismann explique en même temps pourquoi la bipartition de la substance nucléaire n'a lieu qu'une fois dans les œufs parthénogénétiques, car chez eux le plasma nucléaire *ovogène* doit seul être expulsé afin que la substance héréditaire proprement dite de l'œuf, le *plasma germinatif*, puisse gouverner *seul* et présider au développement embryonnaire. Il n'est pas besoin d'une *seconde* bipartition, puisque dans la parthénogénèse aucun plasma germinatif étranger ne vient s'ajouter à celui de l'œuf, et que par suite il n'y a pas augmentation des plasmas ancestraux, dont le nombre au contraire reste le même dans toutes les générations.

Bien qu'actuellement on ne puisse pas encore dire avec certitude si la théorie de Weismann est juste, cependant on ne peut nier qu'elle n'éclaire certains points, jusqu'ici obscurs, de la théorie de la génération, d'une façon qui laisse soupçonner qu'elle ne peut pas s'être écartée bien loin du but. Pour n'en citer qu'un exemple, elle nous fait comprendre le fait que les jumeaux qui proviennent d'un seul œuf se ressemblent jusqu'à être presque identiques; ici, en effet, c'est exactement le même plasma germinatif, qui a donné naissance aux deux enfants. Par contre on conçoit facilement pourquoi des jumeaux, qui dérivent de deux œufs distincts, ne se ressemblent jamais autant, et ne présentent que le degré de ressemblance que l'on observe dans la règle entre les enfants d'un même lit. Car il est clair que dans la répartition du plasma germinatif, qui s'accomplit dans chacune des cellules-œufs arrivées à maturité de la même mère, il est rare ou il n'arrive jamais que la partie de ce plasma qui est expulsée, et par suite aussi celle qui reste dans l'œuf, présente exactement la même combinaison de plasmas ancestraux. Le plasma germinatif de différents œufs de la même mère doit par conséquent être différent et donner naissance à des enfants dissemblables. On comprend ainsi pourquoi les enfants d'un même couple humain ne sont jamais identiques, quand même ils seraient jumeaux issus d'un *seul* œuf.

Comme nous l'avons vu plus haut, la fusion de la substance sexuelle mâle, c'est-à-dire de la CELLULE SÉMINALE, avec l'œuf est indispensable pour que le développement de ce dernier puisse avoir lieu. La FÉCONDATION, qui est le point de départ de la création d'un nouvel individu, consiste ainsi dans l'union matérielle de la substance génératrice du mâle

et de la femelle, ou pour parler plus exactement dans l'union du PRONUCLÉUS MALE et du PRONUCLÉUS FEMELLE, d'où résulte le NOYAU DE SEGMENTATION. *La cause dernière de l'hérédité doit donc être rapportée à la structure moléculaire des deux cellules sexuelles; cette structure est l'expression morphologique du caractère spécifique.*

Le noyau de segmentation, une fois formé, se partage ensuite après une courte période de repos en deux moitiés égales ; celles-ci constituent deux nouveaux centres qui préparent la division de l'œuf tout entier en deux.

La division définitive, ou, ce qui est la même chose, le début de la

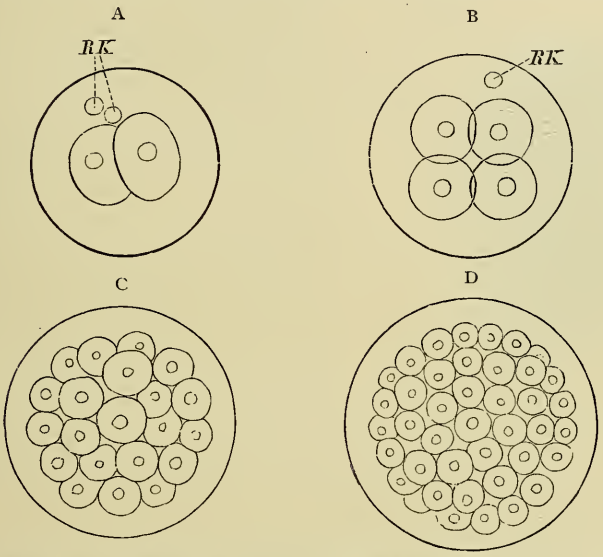


Fig. 2. — A, premier stade de segmentation. B et C, stades plus avancés. *RK*, globules polaires. D, stade de morula.

SEGMENTATION, est indiquée par l'apparition d'un sillon annulaire, qui s'enfonce de plus en plus jusqu'à ce que la séparation soit complète (fig. 2).

Tel est le premier stade de la segmentation, et, comme le deuxième stade et ceux qui lui succèdent reproduisent identiquement la même série de phénomènes, le résultat est une division en 4, 8, 16, 32, etc., sphères de plus en plus petites, possédant chacune un noyau. Bref, l'œuf primordial, correspondant à une cellule unique, est devenu un amas de cellules, qui serviront de matériaux pour la formation du futur animal. Cette phase du développement de l'œuf a été désignée à cause de la ressemblance avec une mûre sous le nom de MORULA (fig. 2 D).

La morula se creuse d'une cavité centrale remplie de liquide et se transforme en VÉSICULE BLASTODERMIQUE OU BLASTULA. La couche de cellules périphériques, qui forme la paroi de la cavité centrale, porte le nom de BLASTODERME (fig. 3, *BD*). Composé d'abord d'une seule couche de cellules, le blastoderme ne tarde pas à devenir didermique et enfin même trider-

mique. Ces trois couches sont désignées, d'après leur position, sous les noms de FEUILLET EXTERNE, FEUILLET MOYEN et FEUILLET INTERNE, ou d'ECTODERME (ÉPIBLASTE), MÉSODERME (MÉSOBLASTE) et ENTODERME (HYPOBLASTE).

Le processus de la segmentation, tel que nous l'avons décrit dans ses traits principaux, peut subir, comme cela a déjà été dit plus haut, certaines modifications par suite de la répartition inégale du vitellus formatif et du vitellus nutritif ou de l'accumulation en masse de ce dernier. Ces modifications, qui rentrent dans la catégorie des phénomènes cénogénétiques, constituent le mode de la *segmentation inégale* ou de la *segmentation partielle*. Le mode *primitif* de segmentation, la *segmentation égale*, qui intéresse l'œuf tout entier, se rencontre chez les *Mammifères* et parmi les autres Vertébrés chez l'*Amphioxus* (mais seulement jusqu'à une certaine phase évolutive). La segmentation *inégale* se montre chez la plupart des *Amphibiens* (1), chez les *Ganoïdes cartilagineux* et les *Cyclostomes*. Les *Sélaciens*, les *Poissons osseux*, les *Reptiles* et les *Oiseaux* présentent dès le début une *segmentation partielle*. Ce dernier mode de segmentation est une modification de la segmentation égale.

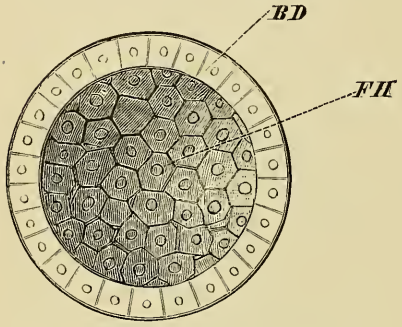


Fig. 3. — Blastula. *BD*, blastoderme; *FH*, cavité de segmentation.

La question de l'origine des feuillets blastodermiques est, à cause de son importance capitale, une des plus brûlantes de la morphologie, et jusqu'ici n'a pas été encore résolue d'une façon entièrement satisfaisante. Ce que l'on peut cependant affirmer avec certitude, c'est que les œufs de tous les Vertébrés passent ou ont passé jadis de la phase de blastula à une phase à laquelle on donne le nom de GASTRULA. La gastrula dérive de la blastula par invagination de la moitié de la paroi de cette dernière, de façon à constituer un sac à double paroi (fig. 3, *BD*). La paroi externe représente comme précédemment l'ectoderme et remplit le rôle d'*organe protecteur* et d'*organe sensoriel*. La paroi interne, qui limite une cavité centrale, la cavité intestinale primitive (*archenteron*), constitue l'entoderme; elle joue le rôle d'intestin primitif et jouit de la faculté de digérer et d'assimiler. De l'ectoderme proviennent plus tard le *système nerveux tout entier*, les *cellules sensorielles*, l'*épiderme* avec ses dérivés, ainsi que certaines parties de l'appareil génito-urinaire (*canal du rein précurseur*). De l'entoderme dérivent l'*épithélium* et *les glandes du tube digestif*, ainsi que le *revêtement épithélial* des *poumons*, de *la glande thyroïde*, du *thymus*, du *foie* et du *pancréas*. Au point où l'ectoderme se continue avec l'entoderme existe un orifice appelé BOUCHE PRIMITIVE (BLASTOPORE) (fig. 4, *Blp*).

Si l'on peut ainsi se représenter de la façon que nous venons d'exposer

(1) Les *Gymnophiones* font seuls exception.

l'origine primordiale de l'ectoderme et de l'entoderme, c'est-à-dire des deux feuillets épithéliaux *primaires* (1), il n'en est pas de même de la *formation du mésoderme*, que l'on ne peut pas encore considérer comme complètement élucidée. Voici en quelques mots ce que l'on peut actuellement dire à ce sujet : Le mésoderme est une formation secondaire, *phylogéniquement plus récente* que les deux autres feuillets du blastoderme. Sous plusieurs rapports il rappelle le « *mésenchyme* » des Invertébrés, et prend toujours naissance au point où l'ectoderme se continue avec l'entoderme, c'est-à-dire dans la région du blastopore, ou, ce qui revient au même chez les Vertébrés supérieurs, dans la région de la *gouttière primitive*. Il se développe entre les deux autres feuillets blastodermiques; son rôle principal consiste dans la formation des *éléments figurés du sang* et en premier lieu des globules blancs (*leucocytes*, *cellules lymphatiques*); il donne aussi naissance au *cœur*, aux *vaisseaux*; au *derme*, à l'ensemble de la substance unissante ou de soutien, c'est-à-dire au *tissu conjonctif*, au *tissu adipeux*, au *cartilage* et aux *os*, et en outre aux *membranes séreuses*, à la plus grande partie de l'*appareil urinaire* et de l'*appareil génital* et enfin aux *muscles*.

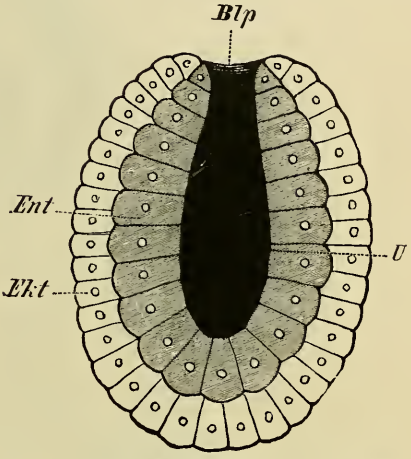


Fig. 4. — Gastrula. *Ekt*, ectoderme; *Ent*, entoderme; *Blp*, blastopore; *U*, cavité digestive primitive.

Le tissu mésodermique se trouve divisé par l'apparition d'une fente en deux lames, une lame pariétale, qui s'accole à la face interne de l'ectoderme et une lame viscérale, qui se soude avec l'entoderme. La première porte le nom de *lame fibro-cutanée* (*somatopleure*), la seconde, celui de lame *fibro-intestinale* (*splanchnopleure*) (fig. 5 et 6, *SoP*, *SpP*). La fente qui sépare ces deux lames représente la *cavité du corps* ou CŒLOME.

La région dorsale du mésoderme, de chaque côté de la ligne médiane, présente déjà de très bonne heure chez l'embryon une *division* ou SEGMENTATION en parties similaires situées les unes derrière les autres; ce sont les *segments primitifs* ou SOMITES (2). La cavité qui existe dans chacun des somites communique primitivement avec l'*archenteron;* l'ensemble de toutes ces cavités constitue une série de diverticules de l'archenteron

(1) Il est à remarquer que cette distinction fondamentale dans la différenciation histologique des différents feuillets du blastoderme ne se retrouve pas avec la même netteté et la même régularité dans tout le règne animal (certains types d'Invertébrés).

(2) La zone située de chaque côté, en dehors des somites, qui constitue les *plaques latérales* n'offre jamais de traces de segmentation.

disposés métamériquement. Plus tard cette communication cesse (voy. l'appareil génito-urinaire).

Les somites ont des rapports génétiques étroits avec le squelette axial,

Fig. 5.

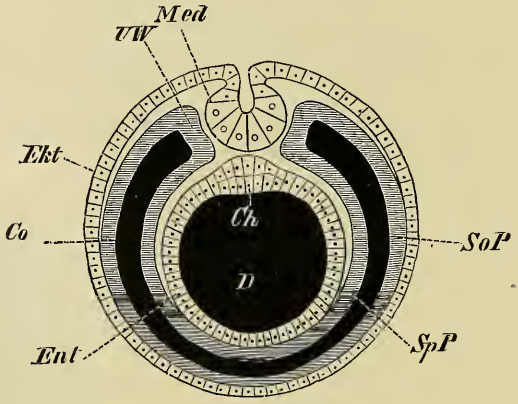


Fig. 6.

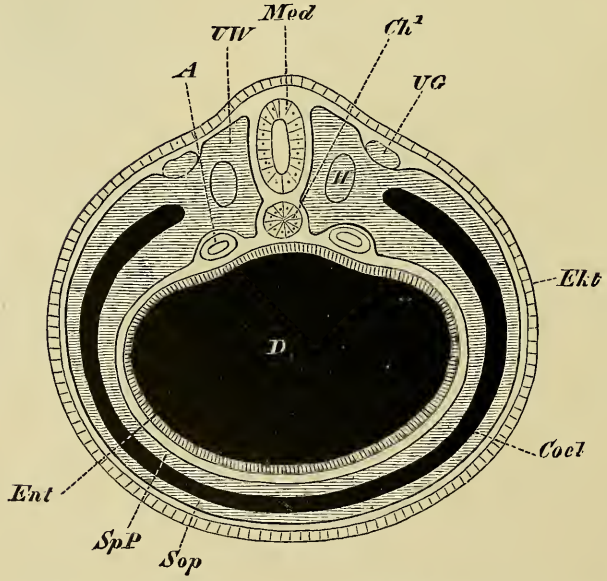


Fig. 5 et 6. — *D*, intestin; *Ent*, entoderme proliférant en *Ch* dans la figure 5 pour former l'ébauche de la corde; *Ch¹*, corde dorsale séparée de l'entoderme; *So*, somites; *UG*, canal du rein précurseur ou du rein primitif; *A*, aorte; *SpP*, splanchnopleure; *SoP*, somatopleure; *Coel*, cœlome; *H*, vestiges de cavité dérivant du cœlome dans l'intérieur des somites; *Ekt*, ectoderme; *Med*, tube médullaire, qui dans la figure 5 est en voie de se séparer de l'ectoderme (les deux figures sont schématiques).

les muscles du tronc et l'appareil génito-urinaire. Dans les phases ultérieures du développement on voit que la formation de cavités et de replis, c'est-à-dire le procédé par lequel, à partir du stade de gastrula, l'embryon réalise ses changements de forme successifs, devient de plus en plus

prépondérante, et, pour bien faire comprendre comment ceux-ci sont produits, il est nécessaire d'entrer dans quelques détails.

Chez tous les Vertébrés il existe à une période déterminée du développement, au pôle dorsal de l'œuf, une région épaissie, discoïde, qui est plus ou moins nettement délimitée du reste de l'œuf. C'est le DISQUE GERMINATIF, c'est-à-dire l'ébauche de l'embryon; les sillons, de plus en plus profonds, qui le limitent en avant, en arrière et sur les côtés, le séparent de plus en plus du reste du vitellus, et il arrive un moment où il ne communique plus avec le sac vitellin, qui n'est, lui, appendu à la face ventrale que par un canal, le *canal omphalo-mésentérique;* plus tard enfin cette communication se rétrécit graduellement et finit par disparaître complètement quand tout le vitellus est résorbé (fig. 7, *Do*, †; fig. 8 et 9, †). En même temps apparaissent chez les Vertébrés supérieurs, *Reptiles*, *Oiseaux* et *Mammifères*, précisément aux points où les sillons se développent, des replis auxquels on donne les noms de *repli céphalique*, *repli caudal* et *replis latéraux*. Ces replis s'accroissent de plus, en plus, et, en se soudant au-dessus de l'embryon, forment un sac mem-

Fig. 7.

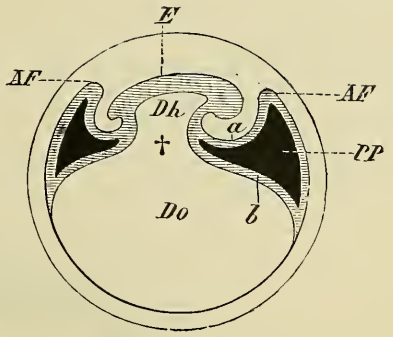


Fig. 8.

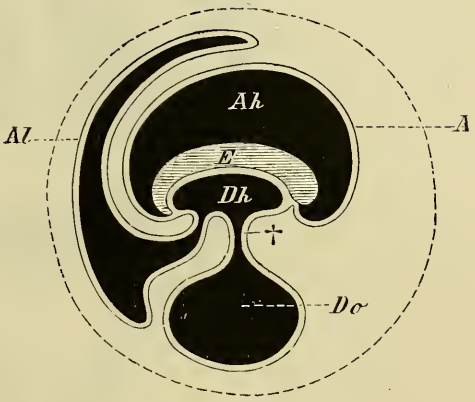


Fig. 9.

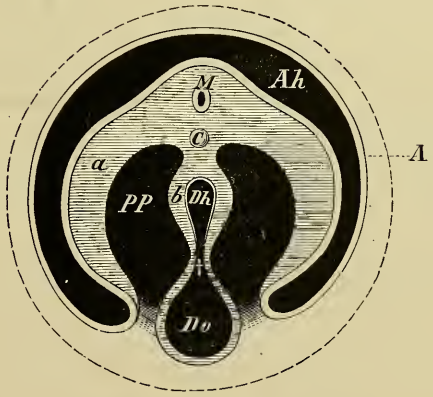


Fig. 7, 8 et 9. — Formation de l'ombilic cutané et de l'ombilic intestinal. Schéma. Les figures 7 et 8 représentent une coupe longitudinale, la figure 9 une coupe transversale. *E*, embryon; *Dh*, cavité intestinale; *Do*, sac vitellin; †, canal vitellin; *PP*, cavité pleuropéritonéale; *Ah*, cavité amniotique; *AF*, repli amniotique; *A*, amnios; *Al*, allantoïde; *a* et *b*, somatopleure et splanchnopleure; *M*, moelle épinière; *C*, corde dorsale.

braneux rempli de liquide, ou AMNIOS (fig. 7, *AF*; fig. 8 et 9, *A*, *Ah*).

La présence ou l'absence de cette membrane fœtale permet de diviser les Vertébrés en deux groupes, les AMNIOTES, comprenant les trois classes supérieures, et les ANAMNIOTES, renfermant les deux classes inférieures des Poissons et des Amphibiens, chez lesquels ils ne se développe jamais d'amnios.

Jusqu'ici nous n'avons considéré le sac vitellin que comme un organe

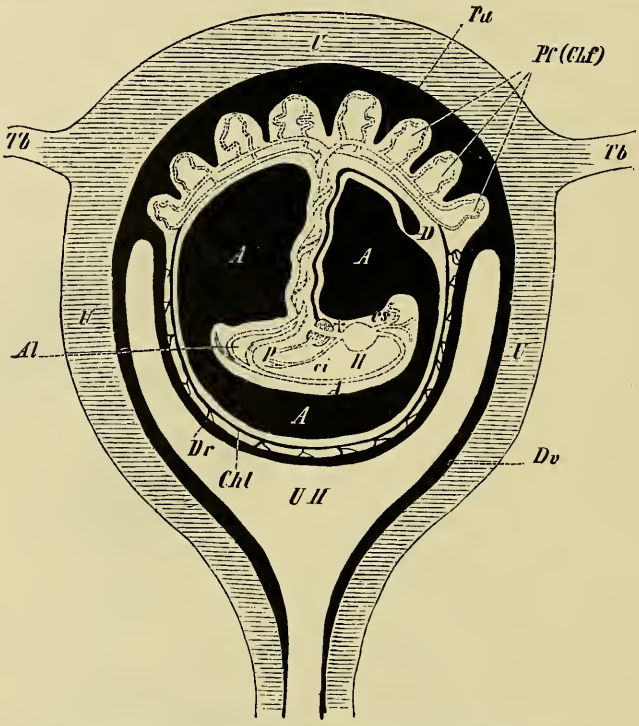


Fig. 10. — Coupe schématique de l'utérus gravide.

U, utérus; *Tb*, trompes; *UH*, cavité de l'utérus; *Dv*, caduque vraie, qui en *Pu* se transforme en placenta utérin; *Dr*, caduque réfléchie; *Pf*, placenta fœtal (chorion rameux); *Chl*, chorion lisse; *A*, *A*, cavité de l'amnios remplie de liquide.

Dans l'intérieur de l'utérus est situé l'embryon suspendu par le cordon ombilical. *H*, cœur; *Ao*, aorte; *ci* et *cs*, veines caves inférieure et supérieure; *p*, veine-porte; *Al*, artères allantoïdiennes (art. ombilicales); †, foie traversé par la veine ombilicale; *D*, vésicule ombilicale rudimentaire.

destiné à fournir à l'embryon les matériaux nutritifs nécessaires à son développement; nous devons maintenant ajouter que, grâce à l'apparition à sa surface d'un réseau de vaisseaux, il fonctionne aussi comme *organe respiratoire;* mais ce rôle n'est que passager, car de bonne heure il se forme dans la portion postérieure du tube digestif un diverticule vasculaire, auquel il se trouve dévolu. Ce nouvel organe respiratoire, qui sert également à recueillir les produits de la sécrétion urinaire (sac urinaire embryonnaire), est appelé ALLANTOÏDE. Peu volumineuse au début, l'allantoïde s'étend de plus en plus et finit par constituer tout autour de l'em-

bryon une vésicule aplatie, appliquée contre la face interne de la membrane de l'œuf; c'est par son intermédiaire que s'opère l'échange des gaz. Plus tard, quand le développement embryonnaire approche de son terme, l'allantoïde s'atrophie graduellement. Son extrémité proximale tubuleuse peut cependant se renfler et constitue alors la VESSIE URINAIRE.

Au sortir de l'œuf le jeune animal, en même temps que son mode circulatoire se modifie, respire à l'aide de nouveaux organes, des *branchies* (Poissons, Amphibiens ou leurs larves) ou des *poumons* (Amniotes).

Ces dispositions embryonnaires, sur lesquelles nous reviendrons dans un chapitre ultérieur sur les relations entre la mère et l'embryon, se rencontrent chez tous les Vertébrés y compris les deux groupes inférieurs des Mammifères, les *Monotrèmes* et les *Marsupiaux*. Chez tous les autres Mammifères il se développe en outre des *cotylédons* ou un PLACENTA, de là le nom de PLACENTAIRES qu'on leur donne, tandis qu'on réserve celui de IMPLACENTAIRES aux Monotrèmes et aux Marsupiaux. Les formations placentaires consistent essentiellement en ce que les vaisseaux de l'allantoïde poussent des prolongements dans le tissu de l'utérus, se mettent en rapport avec le système sanguin maternel et établissent ainsi entre la mère et l'embryon des relations intimes complexes, destinées à assurer la nutrition et la respiration de ce dernier.

Continuons à exposer brièvement le développement du corps de l'embryon. Nous devrons signaler, avant tout, la formation par le même procédé de plissement et de séparation des replis de trois autres organes très importants, le TUBE NEURAL, le TUBE VISCÉRAL et la CORDE DORSALE qui se glisse entre eux. Ces trois organes sont exactement situés dans l'axe du corps, de sorte qu'une coupe médiane, de même qu'une coupe transversale de ce dernier, offre la coupe de ces deux tubes en même temps qu'elle présente une *symétrie bilatérale* (fig. 11).

Le tube neural formera la *moelle épinière* et l'*encéphale*, c'est-à-dire le *système nerveux central*. Le tube viscéral (*cœlome*), renforcé plus tard par les côtes qui se développent dans les parois charnues du corps, renferme les *viscères*. Les côtes sont des tiges élastiques courbées en arc; elles s'articulent avec la *colonne vertébrale cartilagineuse* ou *osseuse* qui se développe autour de la corde dorsale; certaines d'entre elles, en nombre plus ou moins considérable, peuvent venir se réunir au *sternum*, situé sur la ligne médiane de la face ventrale, et de la sorte se trouve formé un anneau complet.

Le tube neural et le tube viscéral s'élargissent à leur extrémité antérieure et entrent en rapport direct avec le monde extérieur par le développement dans le premier de l'*encéphale* et des *organes des sens* supérieurs, c'est-à-dire du siège des fonctions psychiques, dans le second de certains appareils qui servent à la *préhension des aliments* et à la *respiration*.

On désigne cette partie du corps sous le nom de *tête;* à la tête font suite en arrière le *cou* et le *tronc*. Dans la région postérieure du tronc

est située la terminaison des conduits digestif et génito-urinaire. La région postérieure du corps, dans laquelle la cavité viscérale ne s'étend pas, est la *queue*. Le *cou* et le *tronc* forment l'*axe;* les *membres* sont les *organes appendiculaires* de l'axe.

Il résulte de cet exposé sommaire des traits principaux de l'organisation du Vertébré, que, à un certain stade du développement, le corps est formé de segments similaires, appelés *somites*.

Dans des phases évolutrices ultérieures, cette segmentation se mani-

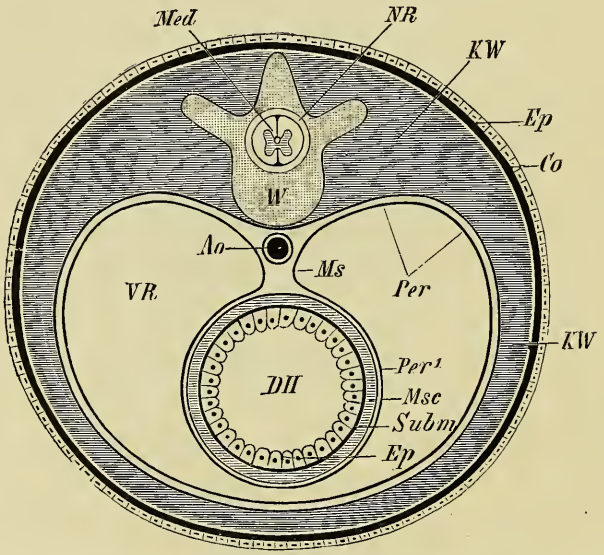


Fig. 11. — Coupe transversale schématique du corps d'un Vertébré. *W*, colonne vertébrale, dans laquelle se trouve situé le canal rachidien *NR*, qui renferme la moelle épinière (*Med*) avec sa substance blanche périphérique et sa substance grise centrale; *Ep*, épiderme; *Co*, chorion ou derme; *KW*, paroi du corps (somatopleure); *VR*, tube viscéral revêtu par le péritoine (séreuse) (*Per*); le feuillet pariétal du péritoine forme en *Ms* (mésentère) un repli qui fait saillie dans le tube viscéral et sous le nom de feuillet viscéral (*Per*¹) entoure le tube digestif; *DH*, cavité intestinale tapissée d'épithélium (*Ep*). En dehors de l'épithélium est située la sous-muqueuse (*Subm*) et plus en dehors les couches musculaires (*Msc*); *Ao*, aorte.

feste encore dans l'ébauche des glandes urinaires embryonnaires, dans la structure de la colonne vertébrale, dans la disposition des côtes et des muscles courts du dos, etc.

En s'appuyant sur ces faits, on pourrait être amené à admettre, ce qui se justifie en un certain sens, que les Vertébrés actuels ont comme souche ancestrale une forme animale invertébrée et segmentée. Mais il ne faut pas oublier que la tendance à la segmentation des organes que nous avons cités en dernier lieu ne se manifeste qu'à une phase relativement tardive de l'ontogénèse, de telle sorte que l'on ne peut baser sur ce fait que des spéculations phylogéniques très incertaines. Il n'en est pas de même de ce que j'appellerai la *segmentation primitive* de la zone axiale de l'embryon, c'est-à-dire de l'apparition des somites, qui nous permet d'admettre avec certitude une forme ancestrale segmentée,

très ancienne; mais cette dernière ne peut pas être considérée comme le véritable point de départ d'où dérivent les premiers Urochordés, et cela pour deux raisons : en premier lieu parce que le mésoderme, c'est-à-dire les *matériaux de formation des somites*, ne s'est développé que secondairement; en second lieu parce que l'*ébauche du système nerveux central est absolument homogène, sans aucune trace de segmentation*. Cette dernière provient, comme on le sait, d'un des feuillets blastodermiques épithéliaux, dont l'*importance est capitale pour la solution du problème phylogénique*, puisqu'ils sont incomparablement plus anciens que le mésoderme. En se basant sur ces considérations, on est conduit à admettre une forme ancestrale, au début non segmentée, qui s'est segmentée graduellement sous l'influence du *système musculaire*. Ce n'est que plus tard qu'apparurent, pour fournir aux muscles des points d'insertion plus résistants, des *pièces squelettiques* capables de remplir leur rôle d'organes de soutien et de protection.

Ce n'est pas ici le lieu d'entrer dans des considérations plus étendues sur l'histoire ancestrale des Vertébrés actuels et nous nous en tiendrons à ce court aperçu sur cette époque reculée, dont la paléontologie est impuissante à dissiper l'obscurité.

A défaut de la paléontologie, on s'est retourné vers l'embryologie comparée, et on a réclamé d'elle qu'elle vînt, comme nous l'avons exposé au début de ces pages, compléter nos connaissances sur ce terrain. Mais, si l'on ne peut nier que cette branche de la science n'ait été très fructueuse, cependant les résultats auxquels elle a conduit sont bien loin d'être suffisants pour nous permettre d'arriver à une conception d'ensemble claire et nette. A mesure que les matériaux se sont accumulés, la divergence des opinions s'est accrue, et il ne peut être question de les exposer ici. *Néanmoins un fait est certain: ce sont les rapports de parenté des deux grandes divisions du règne animal, les Invertébrés et les Vertébrés, quelle qu'ait pu être d'ailleurs l'organisation des formes intermédiaires.*

La *zoologie descriptive*, se basant sur les affinités des animaux entre eux, les répartit dans des divisions et sous-divisions, auxquelles on donne les noms de *classes*, *ordres*, *sous-ordres*, *familles*, *genres* et *espèces*.

Nous croyons utile d'indiquer ici les principales coupes que l'on a établies dans le groupe des Vertébrés.

A. ACRANIENS

Amphioxus.

B. CRANIOTES

I. **Anamniens** (Vertébrés dépourvus d'amnios).

Ichthyopsidés

1) Poissons :
Cyclostomes (Myxinoïdes et Pétromyzontes).
Sélaciens (Squalides, Rajides).
Holocéphales.
Ganoïdes (Ganoïdes cartilagineux et Ganoïdes osseux).
Téléostéens [Physostomes (canal de communication entre l'intestin antérieur et la vessie natatoire ouvert), Physoclystes (canal de communication fermé)].

2) Dipnoïques :
Monopneumones (Ceratodus) et Dipneumones (Protopterus et Lepidosiren).

3) Amphibiens :
Urodèles (Pérennibranches, Dérotrèmes, Salamandrines).
Gymnophiones (Cœcilies).
Anoures (Crapauds, Grenouilles).

II. **Amniotes** (Vertébrés présentant un amnios pendant la période fœtale).

Sauropsidés

1) Reptiles :
Chéloniens.
Sauriens.
Ophidiens.
Crocodiliens.

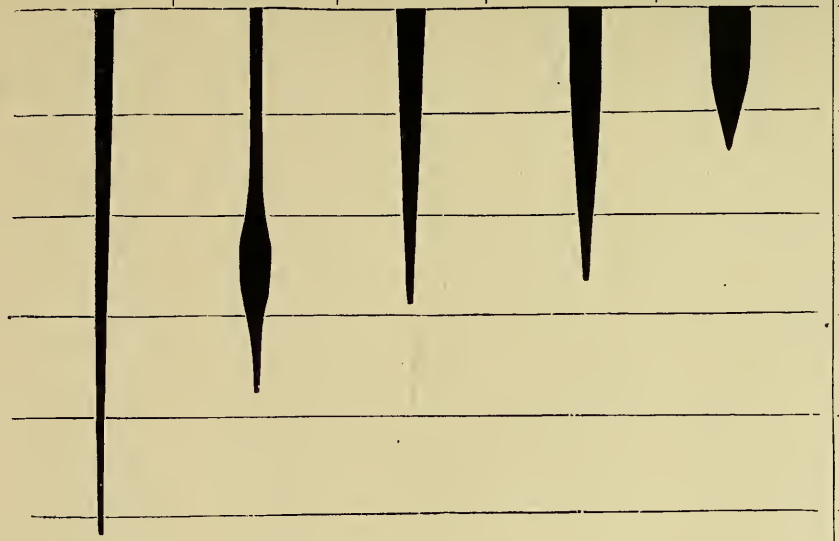
2) Oiseaux :
Ratites.
Carinates.

Mammifères

1) Implacentaires :
a. Ornithodelphes (Monotrèmes, ovipares).
b. Didelphes (Marsupiaux).

2) Placentaires :
Édentés, Sirénidés, Cétacés, Ongulés, Hyraciens, Proboscidiens, Rongeurs, Chiroptères, Insectivores, Carnivores, Lémuriens, Primates.

Tableau du développement progressif des Vertébrés sur la terre, d'après H. CREDNER.



PÉRIODE	FORMATION
Prédominance des animaux à sang chaud, principalement de l'homme.	Alluvions
Prédominance des Mammifères; les premiers hommes.	Diluviums, Tertiaire
Maximum de développement des Reptiles; les premiers Oiseaux et les premiers Mammifères.	Cétacé, Jurassique, Trias
Les premiers Amphibiens et les premiers Reptiles.	Dyas, Carbonifère
Poissons assez nombreux (Ganoïdes cuirassés).	Dévonien
Les premiers Poissons.	Silurien
	Huronien
	Laurentien

BOSTON MEDICAL
NOV 16 1917
LIBRARY

CHAPITRE PREMIER

TÉGUMENTS

La PEAU se compose d'une couche superficielle, ectodermique, appelée l'ÉPIDERME et d'une couche profonde, mésodermique, appelée le DERME ou CHORION. Le *tissu cellulaire sous-cutané* n'est ordinairement pas nettement séparé du derme ; le plus souvent il se confond insensiblement avec lui. Tandis que l'épiderme n'est jamais formé que de *cellules*, dans le derme, au contraire, on trouve surtout des *fibres* conjonctives, élastiques et musculaires. C'est également dans cette couche que sont situés principalement ou exclusivement les vaisseaux, les nerfs, les glandes, les cellules pigmentaires et les formations osseuses ; les vaisseaux et les formations osseuses ne se trouvent même que là.

On voit par là quelle extraordinaire variété présente la peau, aussi bien au point de vue morphologique qu'au point de vue physiologique, et cela ne doit pas étonner si l'on considère que, par sa situation à la surface du corps, elle est soumise aux influences extérieures.

Dans l'*épiderme* on distingue d'ordinaire deux couches : l'une, superficielle, formée de cellules kératinisées (*couche cornée*) ; l'autre, profonde, composée de cellules molles (*couche de Malpighi, corps muqueux*). Celle-ci est la matrice de la première, c'est-à-dire qu'elle est le siège d'une prolifération incessante, grâce à laquelle de nouvelles cellules viennent remplacer les cellules cornées superficielles, qui tombent par suite de la desquamation continuelle de l'épiderme. L'épiderme produit toutes les *glandes cutanées*, ainsi que tous les organes auxquels on donne le nom de *formations épidermiques*, tels que les poils, les soies, les plumes, les ongles, les griffes, les sabots, etc. Les appareils terminaux des *organes du toucher* doivent aussi être considérés comme des cellules épidermiques différenciées, et, si on trouve plus tard beaucoup de ces organes en rapport direct avec le derme, c'est toujours là un état acquis, secondaire.

Les animaux qui vivent dans l'eau ont en général une couche cornée plus mince et plus molle que les animaux terrestres, d'ordinaire plus exposés aux accidents traumatiques. Remarquons aussi que chez les *Poissons*, les *Amphibiens* et les *Reptiles* les faisceaux conjonctifs du derme présentent une disposition typique : des faisceaux horizontaux alternent régulièrement avec des faisceaux verticaux. Chez les *Oiseaux* et les *Mammifères* ils sont au contraire disposés sans aucun ordre.

Poissons et Dipnoïques.

Chez l'*Amphioxus* l'épiderme est recouvert pendant la phase larvaire (gastrula) de cils vibratiles, disposition que l'on doit considérer sans aucun doute comme dérivant par hérédité d'ancêtres invertébrés. Peut-être doit-on attribuer la même signification au plateau cuticulaire poreux des cellules superficielles de l'épiderme, que l'on observe chez beaucoup d'autres Poissons, par exemple chez les *Cyclostomes*, les *Téléostéens*, les *Dipnoïques*, et aussi chez les larves d'*Amphibiens*.

Entre les cellules épithéliales proprement dites se trouvent, chez l'*Amphioxus* et les *Cyclostomes*, des cellules sensorielles cylindriques munies de poils rigides. Nous reviendrons plus tard sur ces cellules, ainsi que sur d'autres éléments réunis en appareils plus complexes, à propos des organes des sens.

On n'a encore aucune donnée certaine sur le rôle des *cellules granuleuses*, qui existent chez les *Pétromyzontes* et chez le *Malopterurus*, ainsi que sur les *cellules en massue* ou *caliciformes* que l'on rencontre dans l'épiderme des Poissons osseux ; il est possible que ces dernières produisent une sécrétion huileuse destinée à protéger l'épiderme contre l'influence de l'eau.

Chez le *Protopterus* le corps tout entier est recouvert pendant la période du sommeil estival d'un produit de sécrétion huileuse des cellules caliciformes, qui a pour but d'empêcher la dessiccation.

On trouve, tantôt dans les deux couches de la peau, tantôt dans une seule, par exemple l'épiderme, des *cellules pigmentaires* en connexion avec des nerfs et qui peuvent déterminer un changement de coloration de la peau. *La peau des Poissons ne renferme ni muscles, ni glandes analogues à ceux des autres Vertébrés* (1).

Les *écailles* des Poissons ne sont pas, comme on pourrait peut-être le supposer, des productions de l'épiderme ; ce sont des ossifications du derme. Elles sont implantées dans des cavités particulières formées par des fibrilles du tissu conjonctif du derme. Tantôt elles sont recouvertes par l'épiderme pendant toute la vie (*Téléostéens* et *Dipnoïques*), tantôt seulement pendant la période embryonnaire (*Ganoïdes*, *Sélaciens*). En ce qui concerne leur mode de développement, leurs différentes formes et leurs rapports exacts avec le squelette dermique, nous renverrons au chapitre II.

Beaucoup de Poissons, à l'époque du frai, présentent une ÉRUPTION CUTANÉE due à une prolifération de l'épiderme plus ou moins étendue, par exemple chez le *Chondrostoma nasus*, le *Gobio fluviatilis*, le *Leuciscus rutilus*. Chez d'autres espèces il se développe une véritable parure de noces, ou bien la coloration des téguments acquiert un brillant éclat après des combats entre rivaux (Épinoche). Chez d'autres encore,

(1) Les exceptions sont peu nombreuses; telles sont la *glande ptérygopode* que l'on trouve sur la nageoire ventrale des *Squales* mâles, la glande venimeuse située dans la nageoire dorsale et l'appareil operculaire des *Trachinus* (ainsi que des *Thalassophryne* et des *Synanceia*) et enfin l'organe accessoire glanduleux et érectile placé derrière la papille urogénitale chez le *Plotosus anguillaris* (Siluroïde). Les *Dipnoïques*, au moins le *Protopterus*, possèdent des glandes cutanées (Kölliker, W. N. Parker). Elles sont sacciformes et entrent en activité pendant le sommeil estival (voy. plus haut ce qui est dit sur les cellules caliciformes).

sous l'influence de la volonté, le corps prend la couleur du fond où ils habitent (Pleuronectes).

Les organes que l'on croyait jadis être des *yeux accessoires* doivent être considérés, d'après les recherches récentes, comme des ORGANES PHOSPHORESCENTS. Ils se rencontrent dans la peau des *Scopélides*, *Chauliodus*, etc. Ce sont des organes tubuleux, qui rappellent les glandes en tube, composés de cellules épithéliales fusiformes et en massue et de cellules nerveuses. Il est manifeste que ce sont des glandes transformées, dont la sécrétion, au moment où elle est produite, peut émettre une lueur phosphorescente sous l'influence des nerfs. Les capsules d'un éclat métallique servent de réflecteurs. On peut donc admettre que ces organes sont des armes défensives, en même temps qu'elles fonctionnent comme une sorte de lanterne sourde, lorsqu'ils sont situés sur la tête.

Amphibiens.

La position intermédiaire des *Amphibiens*, et en partie aussi des *Dipnoïques* (voy. plus haut), entre les Poissons et les Reptiles est encore confirmée par la structure de leurs téguments.

L'épiderme des larves qui vivent dans l'eau se compose de deux couches nettement distinctes : la couche superficielle est formée de cellules plates présentant le même plateau strié que nous avons rencontré

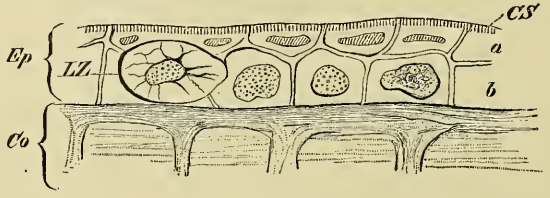


Fig 12. — Peau de la larve de *Salamandra maculata*. *Ep*, épiderme; *Co*, derme; *a*, couche cornée; *b*, couche de Malpighi; *LZ*, cellules de Leydig, qui représentent des glandes unicellulaires; *CS*, plateau strié.

chez les Poissons (fig. 12, *a*, *CS*), la couche profonde de cellules plus allongées, cylindriques ou cubiques (fig. 12, *b*). La première correspond à la *couche cornée*, la seconde à la *couche de Malpighi*.

Plus tard, quand le développement est plus avancé, l'épiderme présente plusieurs couches (1); il envoie dans le derme de nombreux prolongements globuleux ou tubuleux, qui constituent des *glandes*, et qui sont particulièrement accumulés en certains points déterminés, principalement dans la région de la tête, du cou et des flancs.

Leur sécrétion sert à protéger la peau contre l'évaporation; elle est également, comme l'expérience l'a montré, un puissant moyen de défense, grâce à ses propriétés toxiques. Ces glandes sont entourées de fibres musculaires lisses, de fibres conjonctives, de pigment, de vaisseaux sanguins et de nerfs.

(1) Entre les cellules de l'épiderme est situé un riche réseau d'*espaces lymphatiques*, qui s'ouvrent en partie dans le derme, en partie à la surface de la peau; mais dans ce dernier cas seulement pendant la phase larvaire; après la première mue toute communication avec l'extérieur se trouve interrompue. Chez les *larves de Gymnophiones* on a démontré la communication de ces espaces lymphatiques intercellulaires avec les capillaires sanguins de la peau (Sarasin).

Cette abondance de glandes est le trait le plus caractéristique de la peau des Amphibiens; c'est à elle que celle-ci doit d'être humide et visqueuse. Elle n'est cependant pas toujours lisse; fréquemment, en effet, par exemple chez les Crapauds, elle est rugueuse, tuberculeuse, par suite de l'existence de crêtes et de saillies mamelonnées ou aiguës de l'épiderme.

Le pigment, qui se rencontre principalement dans le derme, tantôt diffus, tantôt contenu dans des cellules, amène sous l'influence du système nerveux des *changements de coloration* de la peau, qui permettent

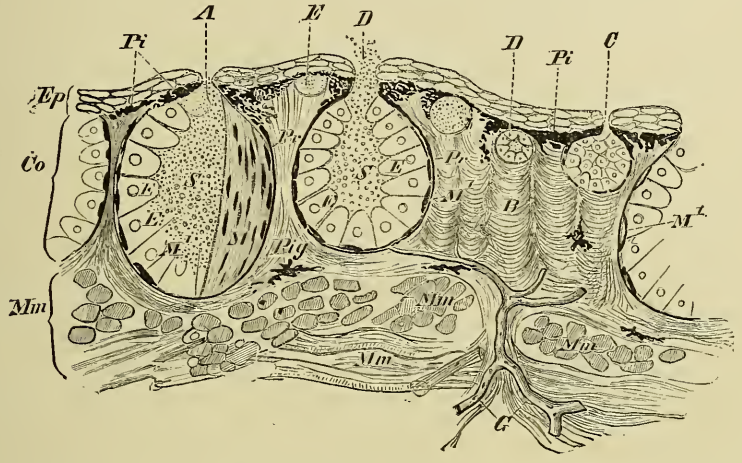


Fig. 13. — Coupe à travers la peau d'un individu adulte de *Salamandra maculata*. *Ep*, épiderme; *Co*, derme, dont le stroma conjonctif *B* renferme un pigment abondant (*Pi*) et des glandes cutanées de grosseur variable (*A, C, D, E*); *M*¹, couche musculaire située en dedans de la membrane propre (*Pr*) des glandes; *M*, la même vue de face; *E*, épithélium glandulaire; *S*, produit de sécrétion des glandes; *Mm*, couche musculaire sous-cutanée, que les vaisseaux (*G*) traversent pour se rendre dans le derme.

à l'animal de prendre la teinte du milieu qui l'entoure, ce qui constitue pour lui un moyen de protection efficace.

Il peut aussi se produire dans le derme des dépôts de chaux, ou, comme chez le *Ceratophrys dorsata*, de la substance osseuse véritable.

Quant aux lamelles cutanées annulaires et aux écailles des *Gymnophiones*, nous renverrons au chapitre qui traite du squelette dermique.

Reptiles.

La peau des Reptiles, à l'opposé de celle des Amphibiens, est extraordinairement pauvre en glandes. Chez les Lézards on n'en trouve que sur la face ventrale de la cuisse, de là le nom de *glandes fémorales* qu'on leur donne. Leur sécrétion se durcit et fait saillie au dehors des orifices glandulaires à la manière d'une papille; celles-ci paraissent jouer dans l'accouplement le rôle d'organes de fixation.

La propriété caractéristique de la peau des Serpents consiste dans la

faculté de produire des écailles, des tubercules, des piquants, des scutelles, des griffes et autres formations semblables. Toutes ces productions se rapprochent par leur mode d'origine des *plumes* des Oiseaux et des *poils* des Mammifères, car elles dérivent comme eux d'une prolifération des cellules épidermiques profondes (couche de Malpighi). Le derme joue aussi un rôle important dans leur formation, comme nous le verrons quand nous étudierons le développement des plumes et des poils.

Les écailles les plus simples se rencontrent chez les *Ascalabotes* et les *Caméléons*. Chez les *Serpents* la surface des écailles présente un relief très varié et fréquemment aussi une *carène* (Couleuvre à collier, Vipères). La couche cornée, qui se détache pendant la mue en lambeaux plus ou moins considérables, ou même en totalité, peut être *pneumatique* dans ses couches superficielles, c'est-à-dire renfermer de l'air. Bien qu'il n'y ait pas de véritable cuticule, cependant on rencontre parfois à la surface de l'épiderme des formations cuticulaires très variées, par exemple les petits appendices filiformes des Geckos, des Draco, des Anolius, etc. Chez les Geckos ils existent sur le ventre, sur le dos, dans la région maxillaire, ainsi qu'à la face inférieure de la queue. Ces espèces de poils peuvent être situées à la surface ou sur le bord des écailles et, dans ce dernier cas, au nombre de 1 à 20 ou davantage. Leur longueur est en moyenne de 20 micromillimètres. Leur nombre et leur grandeur (120 micromillimètres) sont particulièrement remarquables à la face inférieure des pelotes adhésives, où elles sont disposées par touffes de dix à vingt. Elles contribuent mécaniquement à augmenter la puissance adhésive de ces organes de fixation ; il en est de même des soies cuticulaires qui existent à la face inférieure de la queue.

Toutes ces formations cuticulaires, qui existent aussi transitoirement dans certaines phases du développement embryonnaire des Serpents (Couleuvres), sont produites, quelque temps avant la mue, par de grandes cellules protoplasmiques cylindriques, situées en dehors de la couche de Malpighi. Sur des coupes transversales, on voit toujours se développer au-dessous des anciennes soies cuticulaires la deuxième couche de remplacement, et celle-ci, en déterminant la séparation des couches de l'épiderme, concourt ainsi au processus de la mue, qu'elle provoque mécaniquement. Il en est identiquement de même chez l'Écrevisse.

L'existence de *formations osseuses* dans le derme est presque la règle chez tous les Reptiles, principalement chez les *Gymnophiones* et les *Lézards*. La peau des *Ascalabotes* est aussi recouverte, comme le montre le microscope, par de petites écailles calcaires, rondes, rhomboïdales ou polygonales, au centre desquelles se trouvent des corpuscules osseux. La caparace osseuse des Tortues sera étudiée avec le squelette dermique.

Il faut aussi signaler la présence du *pigment* dans la peau des Reptiles (Caméléons, Ascalabotes, Serpents et Scinques) et la faculté que celle-ci possède de changer de coloration. Ces phénomènes ne sont pas, du reste, l'apanage exclusif des trois classes inférieures des Vertébrés, car on observe souvent des modifications du coloris des plumes chez les Oiseaux et des poils chez les Mammifères, et on sait que parfois les cheveux de l'Homme peuvent blanchir brusquement.

Oiseaux.

Les Oiseaux sont de tous les Vertébrés ceux qui possèdent le *derme le plus mince*, le plus pauvre en vaisseaux, mais par contre le plus riche

en *organes sensoriels* (*massues tactiles*). Dans les couches profondes il existe un réseau très développé de fibres musculaires lisses, offrant des traces de striation, qui viennent s'insérer par de petits tendons, d'une part au derme, de l'autre aux follicules des plumes, et par leur contraction font ériger et hérisser les plumes.

Outre les papilles des plumes, on trouve encore de nombreuses papilles libres, par exemple à la plante du pied et autour de l'œil.

La peau est complètement *dépourvue de glandes*, sauf en un point situé près de l'extrémité de la queue où se trouve la *glande du croupion* ou glande uropygienne. On doit considérer celle-ci comme une glande sébacée modifiée. Elle est en rapport avec un muscle constricteur puissant (1).

On ne trouve aucune trace d'os dermiques, mais les formations épidermiques sont très développées (étui corné du bec et des ergots, peau des doigts, ongles et PLUMES).

Le *développement des plumes* est assez intéressant pour que nous l'exposions avec quelques détails.

Au point où doit se développer une plume, le derme (fig. 14 A, *Cu*) fait saillie vers l'ectoderme (*Sc*^{1}, *SM*^{1}) et produit de la sorte une papille (*Pap*). Celle-ci s'accroît de façon à constituer un long cône à sommet libre, le *germe de la plume* (fig. 14 B, *FK*), et en même temps s'enfonce par sa base de plus en plus dans le derme, de sorte qu'elle se trouve ainsi contenue dans une sorte de poche, le *follicule de la plume* (*F*, *F*). La couche cornée ainsi que la couche de Malpighi de l'épiderme (*Sc*, *SM*) se continuent sur le fond du follicule et de là sur le germe de la plume (*Sc*^{1}, *SM*^{1}), dont l'intérieur, ou pulpe (*P*), est formé comme précédemment par les cellules du derme. Pendant que le germe de la plume s'allonge de plus en plus, les cellules de la couche de Malpighi commencent à proliférer rapidement et à former une série de replis saillants du côté de la pulpe, disposés en rayonnant par rapport à l'axe central, et limités en dehors par la couche cornée (fig. 14 C, *Fal*, (*SM*^{1}) et *HS* (*Sc*). Ces plis sont ensuite le siège d'un processus de kératinisation, se séparent des cellules qui les entourent et se transforment, en même temps que la pulpe centrale se dessèche graduellement, en une touffe de rayons cornés ne formant encore qu'un seul et même organe, maintenus qu'ils sont par l'enveloppe de la couche cornée. La plupart des Oiseaux éclosent à cette période du développement des plumes et paraissent par suite comme couverts de poils pénicillés, de sorte qu'on peut en tirer des conclusions phylogéniques sur la nature du plumage primitif (2).

Les rayons deviennent libres par la destruction de la couche cornée qui les entoure (fig. 14 D, *HSt*) ; ils offrent tous le même aspect et constituent ce que l'on appelle le *duvet embryonnaire* ou *plumule*. Il ne faut pas croire que la masse tout entière du germe de la plume se divise en filaments cornés; sa portion basilaire, enfoncée dans le derme, reste entière et devient le *tuyau de la plume* (E, *FSp*).

La plumule (fig. 14 E), dont chacun des rayons (*HSt*) a donné naissance à des rayons secondaires plus petits (*sec*, *sec*), peut persister à cet état pendant toute la vie, ou bien est remplacée par une *plume définitive*. Dans ce dernier cas il se forme de bonne heure au fond du follicule de la plumule un second follicule, qui se continue avec le premier par un cordon cellulaire, et qui présente les mêmes phénomènes évolutifs (fig. 14 D, *F*^{1}). La papille, qui se développe dans son intérieur, s'accroît rapi-

(1) La glande du croupion fait défaut chez les *Ratites*, chez quelques *Perroquets* et *Pigeons*, chez l'*Outarde* et quelques autres espèces.

(2) Les *Mégapodes* font seuls exception ; quand ils abandonnent l'œuf, ils possèdent déjà leur plumage définitif.

dement et repousse peu à peu au dehors le tuyau de la plumule jusqu'à ce qu'il tombe. La nouvelle plume ressemble beaucoup au début à la plumule; elle est en effet composée primitivement de rayons tous semblables, munis à leur tour de rayons secondaires. Mais, au bout de peu de temps, un des rayons s'épaissit, s'allonge de plus en plus et devient la *hampe* ou axe primaire; sa portion basilaire constitue le *tuyau*, sa partie libre, saillante, la *tige* (*rhachis*), tandis que les autres rayons, dont l'accroissement a été moins rapide, forment les *barbes* (*vexillum*) (fig. 14 F, *R*, *HSt*, *sec*). Chaque branche latérale de la tige, c'est-à-dire chacune des barbes (*HSt*), représente ainsi avec ses petits rayons secondaires (*sec*) une répétition de la plume tout entière. C'est ainsi que se développent les *pennes*, telles par exemple qu'on les rencontre à l'aile et sur la queue. Dans ces régions les barbes sont très intimement unies les unes

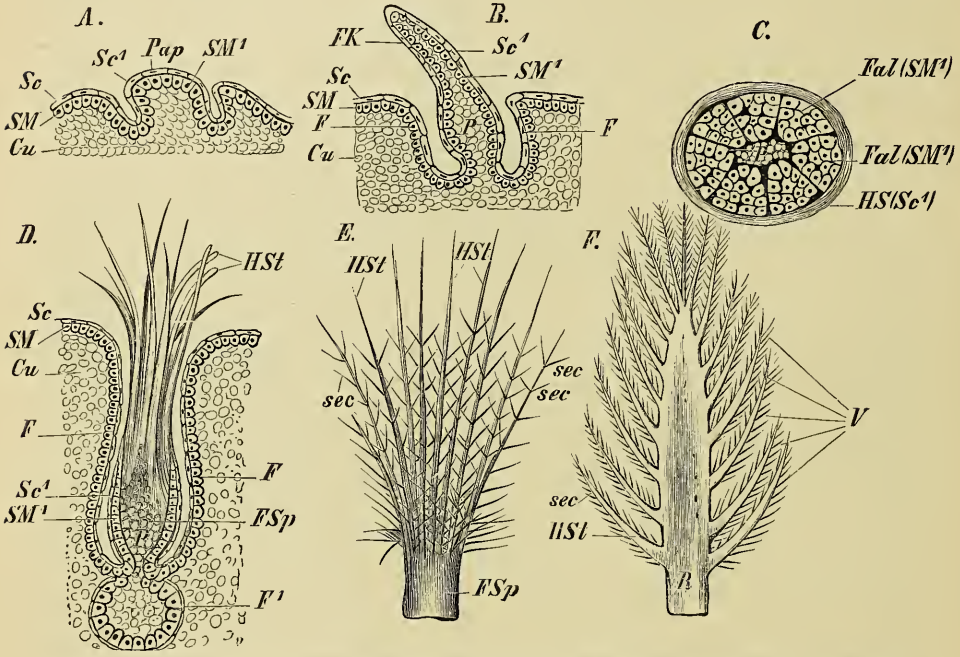


Fig. 14. — Six stades du développement des plumes. En grande partie d'après STUDER. *Cu*, derme; *SM*, couche de Malpighi; *Sc*, couche cornée; *SM*¹ et *Sc*¹, les mêmes faisant saillie pour former la papille de la plume (*Pap*); *FK*, germe de la plume; *F*, *F*¹, follicule; *P*, pulpe; *Fal* (*SM*¹), replis de la couche de Malpighi dans l'intérieur du germe de la plume, entourés entièrement par la couche cornée *HS* (*Sc*'). Tous deux sont visibles sur la coupe. *FSp*, tuyau de la plume, qui se continue en haut avec un faisceau de rayons (*HSt*); *sec*, *sec*, rayons secondaires; *R*, tige; *V*, barbes.

aux autres, de façon à former une sorte de feutrage très résistant, imperméable à l'air.

La papille, renfermée dans la base de chaque tuyau, sécrète périodiquement, à sa surface, des membranes emboîtées les unes dans les autres, et auxquelles on donne le nom d'*âme de la plume*. La chute des plumes et leur remplacement par des plumes nouvelles ou *mue*, que l'on observe périodiquement chez tous les Oiseaux, doit être considérée comme un phénomène analogue au processus de desquamation, dont ces animaux ont hérité des Amphibiens et des Reptiles. L'épiderme, pas plus que chez les Mammifères, n'est soumis *in toto* à ce processus; dans la vie post-embryonnaire et dans les circonstances normales on n'observe qu'une exfoliation, qu'une chute de cellules épidermiques.

Chez la plupart des Oiseaux les plumes sont disposées suivant des lois déterminées en rangées; elles se divisent, comme nous l'avons vu, en *plumes* et *plumules*. Certains *Ratites*, tels que l'*Apteryx* et le *Dromaeus*, ainsi que les *Pingouins* font exception, en ce sens que, à l'exception des

Fig. 15. — *Archaeopteryx lithographicus*. Exemplaire du musée de Berlin (d'après DAMES).

rectrices et des plumes qui servent de parure, leur plumage est entièrement formé de plumules qui revêtent d'une manière continue le corps tout entier. C'est là un caractère embryonnaire et par suite on doit considérer le plumage si défavorable au vol de ces Oiseaux comme phylogéniquement plus ancien. Cependant, comme chez les Pingouins fossiles (tertiaires), l'humérus était beaucoup plus long que dans les

espèces actuelles, il se peut que chez ces derniers au moins le plumage ait été acquis secondairement (Studer).

Si l'on considère que déjà chez les Oiseaux jurassiques, chez l'*Archaeopteryx* (fig. 15), les plumes avec tiges et barbes coexistaient avec les plumules, on est autorisé à faire remonter leur apparition à une époque beaucoup plus reculée. Jusqu'à présent la paléontologie ne nous a fourni aucune preuve de l'existence de formes établissant le passage entre les écailles des Reptiles et les plumes des Oiseaux, mais l'embryologie nous a prouvé, comme nous l'avons vu, de la manière la plus convaincante qu'elles ont dû exister jadis. Parmi les *Odontornithes* d'Amérique, d'Angleterre et de Bohême l'*Ichthyornis*, seul jusqu'ici, nous a présenté des traces de plumes, mais il est possible que l'insuccès des recherches tienne à la nature de la roche peu propre à conserver des formations aussi délicates.

Mammifères.

La présence des POILS est un caractère spécifique des Mammifères (1), aussi exposerons-nous tout d'abord leur mode de développement. De même que pour les écailles et les plumes, le développement débute par l'apparition dans l'épiderme, particulièrement dans la couche de Malpighi, d'un bourgeon qui s'enfonce dans l'épaisseur du derme et constitue le *germe du poil* (fig. 16 A et B, *Sc*, *SM*, *C*). Ce bourgeon épithélial, à mesure qu'il s'allonge, est entouré par les cellules du derme, qui forment autour de lui, comme nous l'avons constaté pour les plumes, un sac, le *follicule pileux* (fig. 16 C, D, *F*). Plus tard les cellules, d'abord toutes semblables du germe pileux, se différencient en une zone *périphérique* et une zone *centrale* (fig. 16 E, F, *PZ*, *CZ*). Cette dernière est composée de cellules plus allongées et devient plus tard le poil avec la moelle, l'écorce et l'*épidermicule* (*cuticule*), ainsi que la *gaine épithéliale interne* de la racine; la zone périphérique devient la *gaine épithéliale externe* de la racine (voy. la fig. 17, qui représente un poil avec toutes ses parties). La base renflée du poil ou *bulbe* (fig. 16 E, F, *HK*) loge dans son intérieur la *papille* très vasculaire du poil (*P*, P^1), qui se développe relativement tard et la déprime de bas en haut (fig. 17, *HP*). Les *glandes sébacées* proviennent d'une prolifération des cellules du corps muqueux (fig. 16, *Dr*). Les poils percent ordinairement la peau obliquement.

On distingue ainsi le follicule pileux (fig. 17, *F*, F^1) et le poil proprement dit (*Sch*). Ce dernier est toujours fusiforme; il se compose de trois parties, la *moelle* (*M*), l'*écorce* (*R*) et l'*épidermicule* (*O*). Toutes trois sont formées de cellules. La plus importante est toujours la moelle. Son développement est très variable; c'est lui qui détermine presque exclu-

(1) Les *Cétacés cétodontes* sont les Mammifères chez lesquels les poils sont le moins développés; ils ne sont souvent représentés que par une paire de soies sur la lèvre supérieure. Chez quelques-uns les poils n'existent que pendant la période fœtale, ou peuvent même ne pas exister du tout.

sivement les différences que présentent les poils dans les diverses espèces. La *couleur* des poils dépend de trois causes : premièrement de l'accumulation plus ou moins considérable de pigment dans les cellules de la couche corticale, secondement de la présence de l'air dans les espaces

Fig. 16.

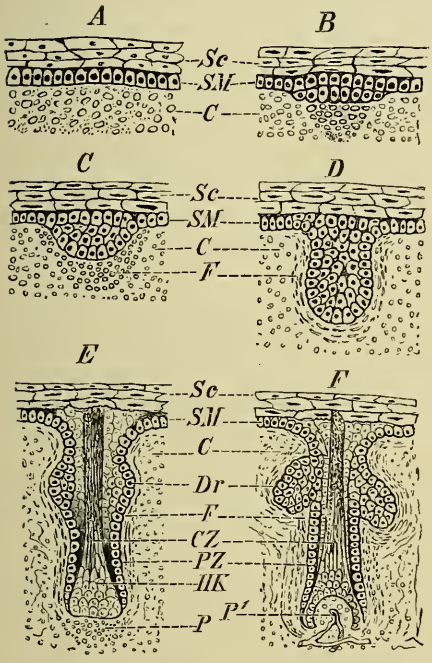


Fig. 16. — Six phases du développement des poils. *Sc*, couche cornée; *SM*, couche de Malpighi; *C*, derme; *F*, follicule; *Dr*, glande sébacée; *CZ*, zone centrale, et *PZ*, zone périphérique du germe du poil; *HK*, bulbe du poil; *P*, commencement de la formation de la papille; *P'*, la même à une phase évolutive plus avancée et dans laquelle ont pénétré des vaisseaux.

Fig. 17.

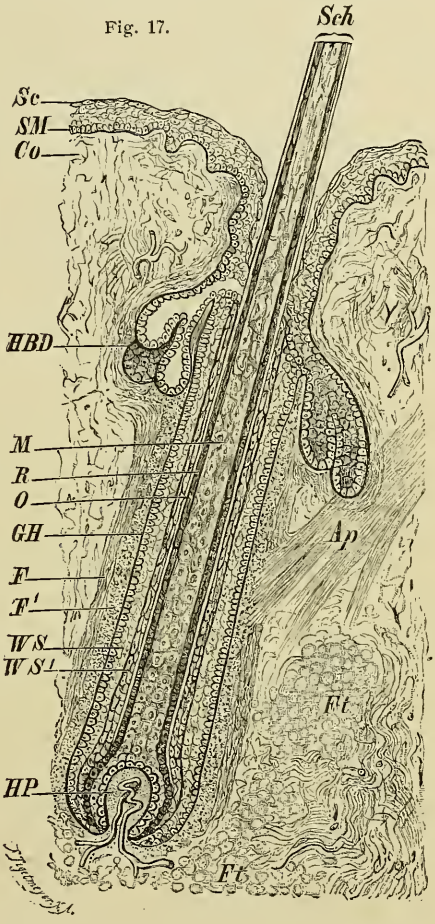


Fig. 17. — Coupe longitudinale schématique d'un poil. *F*, couche externe de fibres longitudinales, et *F'*, couche interne de fibres circulaires du follicule; *M*, moelle; *R*, écorce; *O*, épidermicule du poil; *WS* et *WS'*, gaines epithéliales externe et interne de la racine; cette dernière ne s'étend que jusqu'à l'embouchure des glandes sébacées *HBD*; au-dessus, elle est continuée par la couche cornée de l'épiderme; *HP*, papille avec des vaisseaux dans son intérieur; *GH*, membrane vitrée située entre la gaine interne et la gaine externe du poil, c'est-à-dire entre la gaine de la racine et le follicule; *Ft*, tissu adipeux dans le derme *Co*; *Ap*, muscles redresseurs; *Sc*, couche cornée; *SM*, couche de Malpighi.

intercellulaires de la moelle, et enfin de la nature de sa surface, rugueuse ou lisse (Waldeyer).

Plus tard, au moment de la chute des poils (périodique ou non), le nouveau poil se développe au fond du follicule de l'ancien sur une nouvelle papille, qui succède à l'ancienne avec participation des cellules de la gaine externe. Les poils sont cylindriques ou aplatis, lisses ou

crépus. Les *poils tactiles* méritent une mention particulière. Ils sont mus par des muscles striés et leurs follicules sont entourés de sinus veineux, dans lesquels se distribuent de nombreux filets nerveux. Les poils ordinaires sont également pourvus de nerfs. De même que les plumes, ils présentent aussi un mode de distribution déterminé. Fréquemment, par exemple chez l'Homme, pendant la période embryonnaire le corps offre un revêtement pileux beaucoup plus abondant (lanugo) que plus tard. Ce fait, de même que celui de l'existence d'individus complètement recouverts de longs poils, conduit à admettre qu'à une époque reculée l'Homme présentait un développement du système pileux beaucoup plus considérable que de nos jours (1).

Outre les poils, les formations épidermiques jouent un grand rôle chez les Mammifères. Tels sont les *sabots*, *les griffes*, *les cornes*, *l'épiderme très épais et dépourvu de poils des Cétacés et des Pachydermes*, *les callosités de certains Singes*, *les soies et les piquants* (*Hérisson*, *Porc-épic*), *les fanons des Baleines*, *la corne des Rhinocéros*, *etc.*

Les *ongles* sont également des formations épidermiques. Ils représentent comme les poils avec leur gaine interne une transformation d'une partie déterminée de la couche de Malpighi de l'épiderme. Dans la première phase de son développement cette dernière est entièrement recouverte par la couche cornée. La formation de l'ongle débute au point qui chez l'Homme porte le nom de *lunule* et qu'on doit considérer comme la matrice de l'ongle.

La peau a une épaisseur très variable dans les différentes parties du corps. Il en est de même de l'épaisseur relative de la couche cornée et de la couche de Malpighi. Dans les régions où le pigment existe, par exemple dans la peau du museau, des organes génitaux, du mamelon chez l'Homme, etc., il est toujours situé dans les cellules du corps muqueux; il provient d'ailleurs toujours des couches profondes, c'est-à-dire qu'il émerge du derme; c'est là un fait général chez tous les Vertébrés.

On peut désigner la couche supérieure du derme sous le nom de *partie papillaire* et la couche profonde, qui est plus lâche et se continue insensiblement avec le tissu conjonctif sous-cutané, sous celui de *partie réticulaire*. Les papilles du derme, sur lesquelles se moulent les couches de l'épiderme, se divisent en papilles vasculaires renfermant des capillaires lymphatiques et sanguins, et en papilles nerveuses renfermant des corpuscules du tact (fig. 18).

Ces papilles sont tantôt disposées sans ordre, tantôt rangées en séries régulières, comme à la face palmaire de la main et à la face plantaire du pied. Elles sont exceptionnellement développées sur la plante des doigts des Carnivores, du Chameau, ainsi que sur le museau ou le groin d'autres Mammifères. Leur dimension est monstrueuse dans la peau dépourvue de poils des Cétacés. Le tissu conjonctif sous-cutané, qui rattache le derme aux organes sous-jacents comme les muscles, renferme des masses adipeuses plus ou moins abondantes (*pannicule graisseux*). Outre une grande quan-

(1) Les *Aïnos* et les *Nègres de l'Océanie* sont peut-être les hommes les plus poilus qui existent.

tité de fibres élastiques, on trouve dans le derme de nombreux muscles *lisses*, par exemple dans le dartos, dont ils déterminent le ratatinement temporaire. On en rencontre aussi dans le pénis, dans la région périnéale, dans l'aréole du sein et même dans le mamelon, dont ils peuvent déterminer par leur contraction l'élongation et la rigidité (érection du mamelon). Enfin des éléments musculaires lisses existent dans toutes les parties du corps recouvertes de poils : ils constituent les muscles redresseurs des poils (*arrectores pili*), qui s'insèrent sur les follicules pileux, au dessous des glandes sébacées (voy. fig. 17). Ce sont eux qui causent le redressement des poils et qui produisent le phénomène connu sous le nom de chair de poule. La peau du Hérisson et du Porc-épic renferme une musculature excessivement développée.

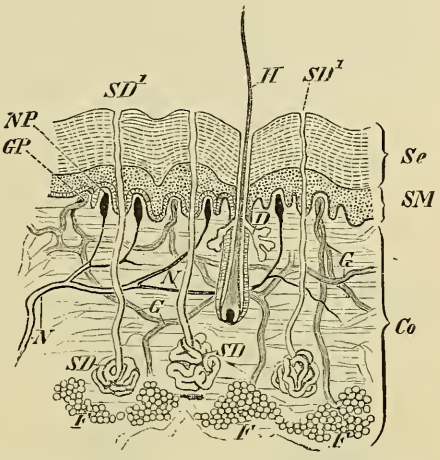


Fig. 18. — Coupe de la peau de l'*Homme*. *Se*, couche cornée; *SM*, couche de Malpighi; *Co*, derme; *F*, tissu adipeux sous-cutané; *NP*, papilles nerveuses; *GP*, papilles vasculaires; *N* et *G*, nerfs et vaisseaux du derme; *SD*, glande sudoripare avec son canal excréteur *SD*¹; *H*, poil avec des glandes sébacées *D*.

Les GLANDES CUTANÉES, qui ne font défaut (sauf les glandes mammaires) qu'aux *Cétacés*, se divisent en deux groupes principaux, les *glandes tubuleuses* et les *glandes acineuses*. Les premières sont, en général, appelées glandes sudoripares, les secondes glandes sébacées, désignation impropre à cause de la séparation des fonctions qu'elle implique (1). Toutes deux présentent de nombreuses modifications. C'est ainsi que les *glandes cérumineuses* de l'Homme, les *glandes du mufle* des Bœufs et les *glandes latérales* des Musaraignes doivent être considérées comme des glandes sudoripares modifiées, et que les *glandes prépuciales*, les *glandes de Meibomius* et les *glandes inguinales* de certains Rongeurs appartiennent à la catégorie des glandes sébacées.

Les GLANDES MAMMAIRES, qui n'existent que chez les Mammifères, sont aussi des *glandes cutanées modifiées*. La preuve en est, d'après les recherches de Gegenbaur, dans la structure de ces organes chez les *Monotrèmes*. On reconnaît, en effet, que chez l'*Ornithorynque* elles sont composées de glandes sudoripares qui ne diffèrent des glandes sudoripares ordinaires que par leur nombre ; il en est de même chez l'*Échidné*, bien qu'ici il y ait encore quelques points qui ne sont pas complètement éclaircis. Et comme les glandes mammaires des autres Mammi-

(1) Les recherches de M. Weber sur les *sécrétions cutanées colorées en rouge et en bleu* de certains Mammifères offrent un grand intérêt. Les glandes qui les produisent sont tubuleuses ou ont un caractère mixte; elles se rencontrent chez le *Kangurou* dans la peau de la région pectorale et de la région abdominale, et chez l'*Antilope naine*, comme certaines glandes faciales des Ruminants, sur la face, au-dessous de l'œil. Chez l'Antilope naine mâle, cette sécrétion est acide, possède une odeur pénétrante, qui semble exciter la femelle pendant la période du rut.

fères diffèrent par leur structure macroscopique, aussi bien que par leur structure microscopique, de celles des Monotrèmes, qu'elles sont chez eux des glandes sébacées modifiées, Gegenbaur en conclut que ces organes ont une *origine diphylétique*. Il est manifeste que, par suite de la succion, les *glandes sébacées* ont graduellement pris la prédominance sur les glandes sudoripares; il existe déjà, en effet, des glandes sébacées à côté des *glandes sudoripares* chez l'*Échidné*, et leur présence simultanée dans le champ glandulaire doit être aussi admise chez les premiers Mammi-

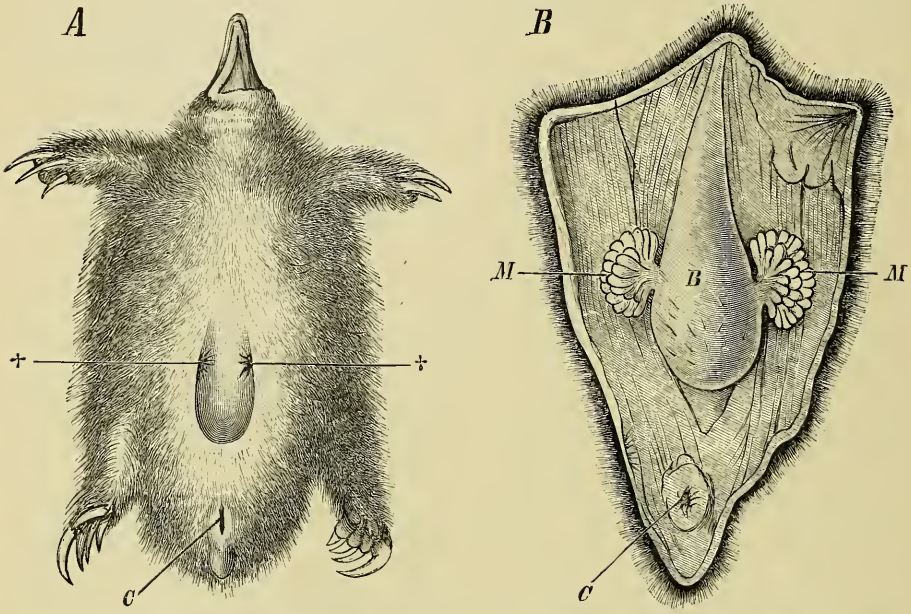


Fig. 19. — A. Face inférieure d'une femelle d'*Echidna hystrix* pendant l'incubation. ††, les deux touffes de poils dans les replis latéraux de la poche mammaire, le long desquels la sécrétion mammaire coule goutte à goutte.
B. Face dorsale de la peau du ventre de la même femelle. De chaque côté un groupe de glandes mammaires (*M*, *M*) s'ouvre dans la poche incubatrice (*B*) entourée de muscles puissants. *C* indique dans les deux figures le cloaque (d'après W. HAACKE.)

fères qui ont commencé à teter et qui ont précédé les *Monotrèmes*. Quant à la sécrétion qu'elles produisent, si l'on considère la structure de ces glandes, il est peu probable qu'elle mérite chez les Monotrèmes le nom de *lait*. De nouvelles recherches sont nécessaires sur ce sujet, ainsi que sur le mode suivant lequel elle peut parvenir dans la bouche des jeunes. Les mamelons ne sont pas encore développés chez ces animaux, et on suppose, par conséquent, que la sécrétion coule le long des poils, qui sont disposés en ces points en touffes (fig. 19 A, ††), et qu'elle est léchée au fur et à mesure par les jeunes (Haacke).

Chez l'Ornithorynque, l'œuf, renfermant le jeune animal prêt à éclore, est déposé par la mère dans un creux dans la terre; mais chez l'*Échidné* il se forme une *poche*, dans lequel il séjourne longtemps (fig. 19 B, *B*).

Quand l'animal éclôt, il absorbe très probablement le lait de la façon que nous venons d'indiquer (1).

Ces glandes débouchent au point où existent les touffes de poils, mentionnées plus haut, dans deux enfoncements cutanés, sur les replis latéraux de la poche. On peut donc donner à cette dernière le nom de *poche mammaire;* elle a une grande importance, car elle est le point de départ du développement des différentes formes de tetines de tous les Mammifères à partir des Monotrèmes.

Cette ébauche de poche mammaire se répète ontogénétiquement chez tous les Mammifères jusqu'à l'Homme, en ce sens que l'épiderme s'enfonce dans le derme, et au fond de la poche ainsi formée, c'est-à-dire au fond du *champ glandulaire*, envoie des prolongements cylindriques plus ou moins ramifiés. Ces derniers seuls forment la glande proprement dite, tandis que la poche mammaire est représentée par l'enfoncement de la peau, et en cette qualité peut porter toutes les formations qui sont génétiquement des dépendances de la peau, telles que les poils, etc.

Fig. 20. — A. Mamelon vrai.
B. Pseudo-mamelon (d'après GEGENBAUR).

Relativement au mode de *formation des mamelons ou tetines*, Gegenbaur a montré que deux cas sont possibles. Ou bien le rebord de la peau entourant le champ glandulaire se soulève de façon à constituer une sorte de cylindre renfermant au centre un canal, au fond duquel s'ouvrent les canaux glandulaires (fig. 20 B), ou bien le champ glandulaire se soulève de manière à former une papille, tandis que le rebord annulaire de la peau s'efface (fig. 20 A). Dans ce dernier cas, qui est réalisé chez les *Marsupiaux*, les *Prosimiens*, les *Singes* et l'*Homme*, le mamelon serait par suite une formation *secondaire;* dans le premier cas, au contraire, qui s'applique aux *Carnivores*, aux *Porcs*, aux *Chevaux* et aux *Ruminants*, une formation *primaire*. Ce dernier mode de développement commence à apparaître chez certains Mursupiaux (Phalangista vulpina) et se continue chez les Carnivores.

Le nombre des tetines correspond ordinairement au nombre des individus dont se compose la portée. Fréquemment elles sont disposées suivant deux rangées presque parallèles sur l'abdomen et la poitrine (*Carnassiers*, *Porcs*), ou bien dans la région inguinale, comme chez les *Ongulés* et les *Cétacés*, ou enfin elles sont limitées à la poitrine, comme chez les *Éléphants*, les *Sirénides*, les *Chiroptères*, les *Prosimiens* et les *Primates*.

(1) Cette poche, dont le fond est dirigé en arrière, s'accroît en même temps que le jeune et jusqu'à ce que celui-ci ait atteint une longueur de quatre pouces. Quand le jeune quitte sa mère, la poche s'atrophie complètement, de telle sorte qu'on n'en trouve aucune trace chez les Échidnés femelles qui ne portent ni œufs ni jeunes.

Chez le mâle la glande mammaire est atrophiée, cependant il est très fréquent de voir des garçons nouveau-nés ou même à l'époque de la puberté produire du lait (*lait de sorcières*). On a de même constaté des cas de sécrétion du lait chez des Béliers châtrés et chez des Boucs. Un phénomène très remarquable est la présence de mamelles et de mamelons supplémentaires chez des hommes ainsi que chez des femmes (*polymastie et polythélie*). On les rencontre principalement sur le thorax. On doit y voir un retour vers une forme ancestrale, caractérisée par la présence de nombreuses mamelles et par des portées de plusieurs petits. Un passage graduel de la *polymastie* à la *bimastie* s'accomplit de nos jours, sous nos yeux, chez les *Prosimiens*. Chez ces animaux les tetines inguinales et abdominales subissent une métamorphose régressive, tandis que les deux tetines pectorales sont très développées. Ce phénomène concorde avec le fait que la plupart des Prosimiens ne mettent au monde que *deux* petits, qu'ils portent sur la poitrine. De la sorte ils sont plus libres pour se mouvoir, par exemple pour grimper, et c'est à cela qu'il faut attribuer l'atrophie des autres tetines.

Les bourgeons glandulaires de la mamelle, d'abord pleins, se creusent plus tard et se différencient en *acini*, *canaux lactifères*, *sinus*. Le tissu intermédiaire est pendant la lactation bondé de globules blancs (leucocytes) et il est possible que les éléments appelés *globules du colostrum* et *globules du lait* doivent leur origine à ces leucocytes, qui traverseraient la paroi des acini glandulaires.

Bibliographie.

J. Carrière. *Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis.* Arch. f. mikr. Anat. T. XXIV. 1884.

A. Ecker et R. Wiedersheim. *Die Anatomie des Frosches.* Braunschweig, 1864-1882.

C. Gegenbaur. *Zur genaueren Kenntniss der Zitzen der Säugethiere.* Morph. Jahrb. T. I. 1876.

Id. *Zur Kenntniss der Mammarorgane der Monotremen.* Leipzig, 1886.

W. Haacke. *Eierlegende Säugethiere.* Humboldt, 6e année. Stuttgart, 1887.

C. Kerbert. *Ueber die Haut der Reptilien und andrer Wirbelthiere.* Arch. f. mikr. Anatomie. T. XIII.

H. Klaatsch. *Zur Morphologie der Säugethierzitzen.* Morph. Jahrb. T. IX, 1883.

Leichtenstern. *Ueber überzählige Brüste.* Arch. f. path. Anat. 1878.

F. Leydig. *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien.* Arch. f. mikr. Anatomie. T. XII. 1876.

W. N. Parker. *On the poison-organs of Trachinus.* Anat. Anz. 3e année. 1888.

W. Pfitzner. *Die Epidermis der Amphibien.* Morph. Jahrb. T. VI. 1880.

A. Rauber. *Ueber den Ursprung der Milch und die Ernährung der Frucht im Allgemeinen.* Leipzig, 1879.

G. Rein. *Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse.* Arch. f. mikr. Anat. T. XX et XXI. 1882.

Maria Sacchi. *Sulla struttura del tegumento negli embrioni ed avannotti del Salmo lacustris.* Rend. del R. Istituto Lombardo. T. XX. Milano, 1887.

P. et F. Sarasin. *Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus.* Wiesbaden, 1887.

F. E. Schulze. *Epithel- und Drüsenzellen.* Arch. f. mikr. Anat. T. III.

L. Stieda. *Ueber den Haarwechsel.* Biolog. Centralbl. T. VII. 1887.

Th. Studer. *Die Entwicklung der Federn.* Diss. inaug. Bern, 1873.

Id. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXX.

P. Unna. *Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde.* Arch. f. mikr. Anat. T. XII. 1876.

W. Waldeyer. *Atlas der menschlichen und thierischen Haare etc.* Lahr, 1884.

M. Weber. *Ueber neue Hautsecrete bei Säugethieren.* Arch. f. mikr. Anat. T. XXI. 1888.

R. Wiedersheim. *Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien etc.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXVII.

CHAPITRE DEUXIÈME

SQUELETTE

I

Squelette dermique.

La description du *squelette dermique* (exosquelette) doit précéder celle du squelette intérieur, car on doit le considérer comme une *formation plus ancienne* que celui-ci. C'est ce que confirment non seulement les découvertes paléontologiques, telles que celles des Poissons cuirassés du dévonien et du silurien, des Amphibiens à cuirasse fortement développée du carbonifère, du trias et du jurassique, mais aussi l'*ontogénie*, car, dans le cours du développement, des dépôts calcaires, des ossifications apparaissent dans le derme et dans le périchondre avant les points d'ossification centraux dans les différentes parties du squelette cartilagineux. C'est ce que montre de la manière la plus frappante l'embryologie des Poissons et des Amphibiens. C'est ainsi, pour n'en citer qu'un exemple, que les jeunes *Balistes* présentent déjà une cuirasse dermique entièrement formée alors que la première trace d'ossification commence à peine à se montrer dans le crâne primordial.

La forme primordiale de l'exosquelette est représentée, d'après les recherches de Gegenbaur et d'O. Hertwig, par de petites dents fixées chacune sur une plaque basilaire ou socle, répandues dans toute la peau, et qui montrent identiquement la même structure que les dents proprement dites des mâchoires des Vertébrés, dont nous aurons plus tard à faire l'étude.

Ces petites dents dermiques se rencontrent dans la peau des *Sélaciens*, des *Ganoïdes*, des *Siluroïdes* et des *Dipnoïques*, et, si l'on considère que les plaques basilaires peuvent se réunir entre elles pour former des bandelettes et des réseaux (fig. 21 et 22), on conçoit que ce même processus de coalescence puisse donner naissance aux larges écussons, dont la réunion constitue la cuirasse osseuse des *Ganoïdes placodermes*, des *Goniodontes*, des *Lophobranches*, etc. On peut même aller plus loin

et rapporter à ce même processus l'origine primordiale (phylétique) de toutes les *formations écailleuses* des Poissons, ainsi que des *os de recouvrement* de la *ceinture scapulaire* et du *crâne primordial* (1).

Nous aurons à revenir sur ce point dans le chapitre sur le squelette céphalique et à signaler la distribution typique de ces os de revêtement, que l'on désigne sous les noms de *frontaux*, de *pariétaux*, etc., qui se transmet héréditairement de genre à

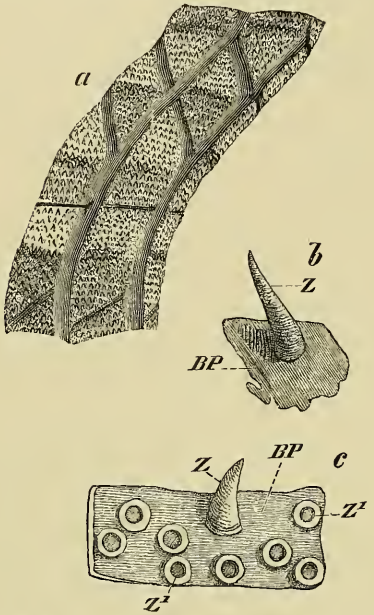


Fig. 21. — *a*, cuirasse dermique de l'*Hypostoma communis; b*, petites dents de la peau ventrale du *Callichthys; c*, lamelle de la nageoire caudale de l'*Hypostoma; Z*, dents cutanées, qui en Z^1 sont séparées de leur socle; *BP*, lame basilaire (d'après O. Hertwig).

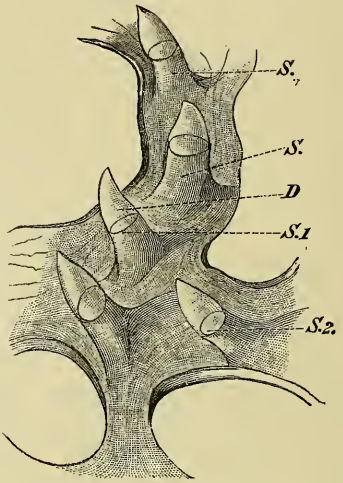


Fig. 22. — Dents cutanées de *Protopterus*. *D*, dents proprement dites; *S*, socle, dont l'orifice supérieur se voit en coupe optique en S^1, S^2, à travers la dent transparente (*S*).

genre, bien au delà des Poissons jusqu'aux Mammifères. Et, si ici leur formation ne peut plus être rapportée *ontogénétiquement* à des dents et à des plaques basilaires, c'est précisément par suite d'une abréviation du développement. La meilleure preuve nous en est fournie par l'ébauche embryonnaire du vomer et d'autres os de la cavité buccale, dont on observe encore, même chez les Amphibiens, le développement aux dépens de dents.

Les Amphibiens de l'époque actuelle ne présentent plus que de faibles traces de la cuirasse si développée des formes éteintes. On doit consi-

(1) Les *écailles placoïdes* des *Sélaciens* forment toujours le point de départ. Les *écailles ganoïdes* à surface lisse et brillante, c'est-à-dire revêtues d'émail, sont surtout bien caractérisées chez le *Lépidostée* et le *Polyptère*. Les *Esturgeons* possèdent des *plaques osseuses*. Le *Spatularia* a la peau nue. Les *Téléostéens* présentent deux sortes d'écailles, les *écailles cycloïdes* et les *écailles cténoïdes*, qui diffèrent en ce que les premières ont le bord entier et régulièrement arrondi, tandis qu'il est dentelé chez les autres. Du reste il existe de nombreuses formes intermédiaires entre ces deux types.

dérer comme telle les plaques osseuses qui se développent dans la peau du dos chez certains Anoures (*Ceratophrys dorsata* et *Ephippifer aurantiacus*), ainsi que les écailles enfoncées entre les replis cutanés chez les Amphibiens apodes, *Gymnophiones* ou *Cœcilies*. Ces dernières

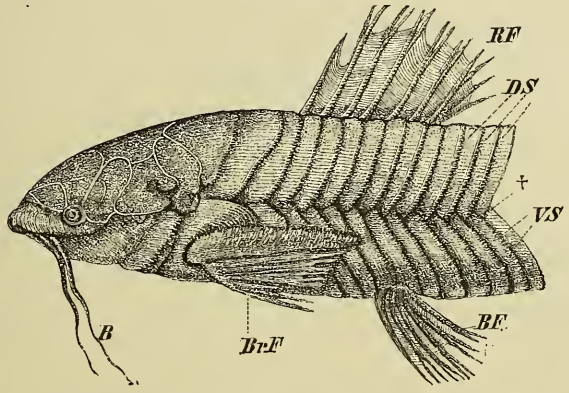


Fig. 23. — Cuirasse dermique de *Callichthys*. *B*, barbillons; *BrF*, nageoire pectorale; *BF*, nageoire abdominale; *RF*, nageoire dorsale; *DS* et *VS*, écussons dorsaux et ventraux.

dérivent du revêtement des premiers Urodèles du carbonifère (*Discosaurus*).

La cuirasse dermique était encore plus développée chez certains genres éteints de Reptiles, par exemple chez certains *Ornithoscélides*

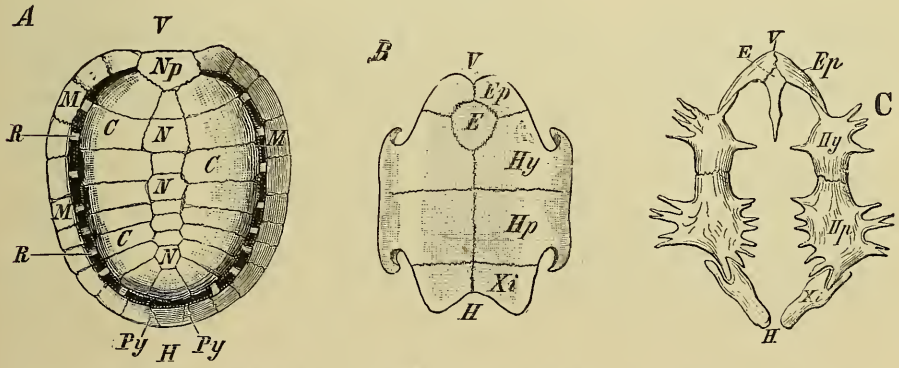


Fig. 24. — A et B. Carapace et plastron d'une Testudo *graeca* jeune. — C, plastron de *Chelone midas*. *N*, plaques neurales; *C*, *C*, plaques costales; *M*, *M*, plaques marginales; *Np*, plaque nuchale; *Py*, *Py*, plaques pygales; *E*, entoplastron; *Ep*, épiplastron; *Hy*, hyoplaston; *Hp*, hypoplastron; *Xi*, xiphiplastron; *R*, *R*, côtes. *V* indique l'extrémité antérieure, et *H*, l'extrémité postérieure.

(Stegosaurus), où elle était composée de plaques osseuses d'un mètre de diamètre et de piquants osseux ayant jusqu'à 63 centimètres de long. Le *Teleosaurus* ainsi que l'*Aetosaurus ferratus* du trias présentaient aussi un exosquelette bien développé. Parmi les Reptiles actuels, les *Crocodiliens* et surtout les *Tortues* se distinguent par le grand développement de leur squelette dermique. Chez ces dernières, il existe un *bouclier dor-*

sal et un *bouclier ventral* (*carapace* et *plastron*) formés de nombreuses pièces. Tous deux se développent en partie indépendamment du squelette intérieur préformé à l'état de cartilage, c'est-à-dire qu'elles sont produites par ossification du tissu conjonctif; mais en plusieurs points le squelette extérieur s'accole intimement au squelette intérieur et peut même refouler ce dernier. Les différentes pièces du plastron et de la carapace sont représentées dans la figure 24.

Nous avons déjà vu dans le chapitre relatif à la peau que les *Oiseaux* ne présentent jamais de traces de squelette dermique.

Les *Tatous* sont les seuls Mammifères pourvus d'un squelette dermique. Il se compose d'un bouclier dorsal formé de cinq plaques mobiles les unes sur les autres; l'une d'elles recouvre la tête, une seconde le cou, une troisième les épaules, une quatrième et une cinquième la région dorsale, la région lombaire et la région pelvienne. La queue et les membres peuvent aussi être recouverts par des plaques et des anneaux osseux incomplets. Il est très douteux que ce squelette dermique dérive directement de celui des Reptiles; il est plus probable qu'il représente une formation particulière à ces animaux.

En résumé, on voit donc que l'exosquelette n'est appelé à jouer chez les formes actuelles, surtout dans les classes supérieures, qu'un rôle secondaire, à l'opposé du SQUELETTE INTÉRIEUR, *auquel est dévolue une importance morphologique bien autrement considérable*, et dont l'étude va maintenant nous occuper.

Bibliographie.

H. Credner. *Die Stegocephalen (Labyrinthodonten) aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden.* Zeitschr. der deutsch. geolog. Gesellschaft, 1881-1887.

A. Fritsch. *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens.* Prag.

O. Hertwig. *Ueber Bau und Entwickelung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier.* Jenaische Zeitschr. T. VIII. Nouv. Suite T. I.

Id. *Ueber das Hautskelet der Fische* (3 mémoires). Morphol. Jahrb. T. II. 1876. T. V. 1879. T. VII. 1881.

O. C. Marsh. *Nombreux mémoires dans:* American Journal of Science and Arts.

L. Rütimeyer. *Ueber den Bau von Schale und Schädel bei lebenden und fossilen Schildkröten.* Verhdlg. d. naturf. Ges. in Basel. T. VI. 1.

R. Wiedersheim. *Die Anatomie der Gymnophionen.* Jena, 1879.

Id. *Zur Histologie der Dipnoërschuppen.* Arch. f. mikr. Anatomie, T. XVIII. 1880.

II

Squelette intérieur.

1. Colonne vertébrale.

Le développement de la colonne vertébrale, de même que celui du squelette tout entier, est précédé, comme on l'a vu dans l'introduction, par l'apparition dans l'axe de l'embryon d'un cordon élastique, auquel

on donne le nom de CORDE DORSALE ou de NOTOCORDE. Terminée en pointe en avant et en arrière, la corde dorsale est formée d'un tissu qui provient de l'entoderme; elle a donc une origine épithéliale. Il en résulte que son parenchyme, composé de grosses cellules pleines de suc, est dépourvu au début de toute espèce de substance intercellulaire; bientôt apparaissent dans ces cellules, qui s'entourent d'une membrane, des vacuoles et, tandis que le protoplasma devient muqueux, la corde commence à subir une métamorphose régressive. Le fait que celle-ci se montre déjà dans une phase si précoce du développement prouve que l'organe doit avoir perdu depuis très longtemps son rôle physiologique primitif.

Ce processus s'accentuant de plus en plus, les cellules situées dans la partie centrale de la corde finissent par être réduites à la paroi ; elles s'aplatissent les unes contre les autres et le tissu, qu'elles constituent, prend l'aspect réticulé et ressemble à la moelle de sureau.

Il n'en est pas de même à la périphérie, où les cellules restent pleines de suc et de protoplasma et jouent le rôle principal dans la formation de ce qu'on appelle la GAINE INTERNE de la corde (*elastica interna* ou *limitante interne*).

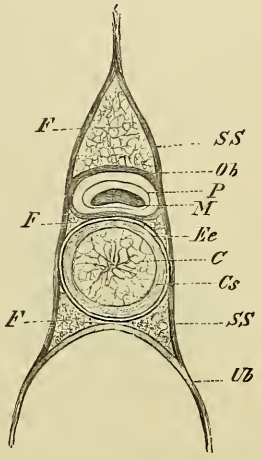


Fig. 25. — Coupe transversale de la colonne vertébrale de l'*Ammocoetes*. *C*, corde dorsale; *Cs*, gaine de la corde (couche squelettogène); *Ee*, elastica; *SS*, tissu fibrillaire; *Ob*, arcs supérieurs; *Ub*, arcs inférieurs; *F*, tissu adipeux; *M*, moelle épinière; *P*, pie-mère.

Les recherches récentes ont rendu très douteuse l'opinion admise jusqu'ici que la gaine interne est située en dehors de la corde. Il est beaucoup plus probable que cette enveloppe provient d'une différenciation de la couche superficielle des cellules périphériques de la corde, et qu'elle est, par conséquent, une *formation faisant partie de la corde elle-même* (Lvoff). La signification de *gaine de la corde* s'appliquerait uniquement à la *couche squelettogène* (mésodermique) provenant du tissu des somites, que l'on désigne sous le nom de *gaine extérieure de la corde*. Elle est composée de cellules et de fibres et présente dans les divers groupes de Vertébrés des modifications très variables de tissu conjonctif (disposé en couche concentrique); mais ce n'est pas ici le lieu de discuter plus amplement cette question. Nous ajouterons encore qu'il peut apparaître à la périphérie de la couche squelettogène un réseau serré de fibres élastiques qui constitue dans ce cas l'*elastica externa* ou *limitante externe* (fig. 25, *Ee*).

Le tissu fibreux de la couche squelettogène s'étend, au-dessus de la corde, tout autour de la moelle épinière et forme ainsi un tube membraneux continu, qui ne présente d'orifices que pour le passage des nerfs rachidiens. A cette phase du développement de la colonne vertébrale, à laquelle on donne le nom de COLONNE VERTÉBRALE MEMBRANEUSE, on n'observe encore aucune trace de segmentation. Son apparition, à laquelle le système musculaire contribue pour une grande part, en tant que principe formatif, débute par la formation dans la masse, jusqu'alors fibro-membraneuse, du tissu squelettogène, dans le voisinage immédiat de la corde,

de noyaux cartilagineux qui montrent une *disposition segmentaire* (formation de métamères) et qui représentent l'ébauche des *corps des vertèbres* et des *arcs* (1). C'est là le second stade évolutif, celui de la COLONNE VERTÉBRALE CARTILAGINEUSE, auquel fait suite un troisième stade, lorsque des foyers d'ossification apparaissent, celui de la COLONNE VERTÉBRALE OSSEUSE. Les parties qui ne se transforment pas en cartilage deviennent des *ligaments* (*disques intervertébraux*, etc.).

Pendant ces diverses différenciations du tissu squelettogène, la corde dorsale subit dans les différents types des modifications très variables; tantôt elle persiste à l'état de cordon cylindrique régulier, qui peut même s'accroître en même temps que le squelette, tantôt elle subit des étranglements causés par le développement du corps des vertèbres, tantôt enfin elle disparaît complètement.

Enfin, il faut mentionner aussi la *formation* pendant les stades cartilagineux et osseux d'*apophyses* de différentes sortes (apophyses épineuses, transverses, articulaires, etc.) et la fusion de vertèbres entre elles, par exemple, dans la région cervicale, la région sacrée et la région coccygienne.

L'ancienne anatomie a donné le nom de *neurapophyses* aux arcs entourant la moelle épinière (*neuron*) et celui d'*hémapophyses* aux prolongements ventraux qui entourent en certains points les gros vaisseaux sanguins situés dans l'axe du corps.

Ces trois phases successives de l'évolution de la colonne vertébrale ont leur parallèle complet dans l'histoire du développement ancestral, comme nous le montreront les paragraphes suivants.

Poissons et Dipnoïques.

La colonne vertébrale de tous les Poissons se distingue par le caractère très uniforme de ses éléments constituants; chez tous ces animaux on n'y reconnaît que deux régions, une région antérieure correspondant au *tronc* et une *région caudale*. La limite de ces deux régions correspond à l'extrémité postérieure de la cavité viscérale.

Chez l'*Amphioxus*, la corde dorsale, qui s'étend dans toute la longueur du corps et qui n'est entourée que d'un blastème mou, représente encore entièrement le type embryonnaire non segmenté; mais chez les CYCLOSTOMES et particulièrement chez les *Pétromyzontes* apparaissent déjà des éléments cartilagineux de forme variée, qui constituent des *rudiments d'arcs vertébraux* reposant directement sur la gaine fibrillaire, résistante, et dont les extrémités supérieures ne se réunissent jamais sur la ligne médiane. Ces pièces cartilagineuses, correspondant de deux en

(1) Comme le montrent des fossiles de l'époque permienne (*Pelycosauria*, Cope), le *corps de la vertèbre* se composait primitivement de *plusieurs éléments*. C'est ainsi que chez ces animaux on y trouve deux pièces latérales cunéiformes (*centra propria*, Cope), sur lesquelles repose l'arc vertébral supérieur (formé par la réunion de deux pièces osseuses symétriques) avec des apophyses. Entre les vertèbres proprement dites est enfoncé l'*intercentrum* (Cope) ou *hypocentrum* (Gaudry), qui sert de suspenseur aux côtes. La présence de ces différents centres osseux doit être attribuée à l'action de causes mécaniques (mouvement de reptation) dans le cours de la phylogénèse.

deux paires à un segment musculaire, sont homologues aux *pièces intercalaires* des *Sélaciens*, dont nous aurons à parler plus loin, comme l'indique la position des trous servant au passage des nerfs rachidiens. Elles servent moins à protéger la moelle épinière qu'à donner insertion aux muscles.

Dans la région moyenne du corps, les arcs vertébraux sont surmontés par des *apophyses épineuses*. Dans la région caudale, où les arcs supérieurs sont soudés de façon à former une lame cartilagineuse continue sauf au niveau des trous pour le passage des nerfs, il existe, en outre, des arcs inférieurs et des apophyses épineuses inférieures, dont les connexions sont les mêmes que celles des arcs supérieurs avec les apophyses épineuses supérieures (voy. le passage de la page 36 où il est question des neurapophyses et des hémapophyses).

Chez l'*Ammocète* la région caudale renferme seule des éléments cartilagineux. Le cartilage caudal de la *Myxine* et du *Bdellostoma* ressemble beaucoup à celui des

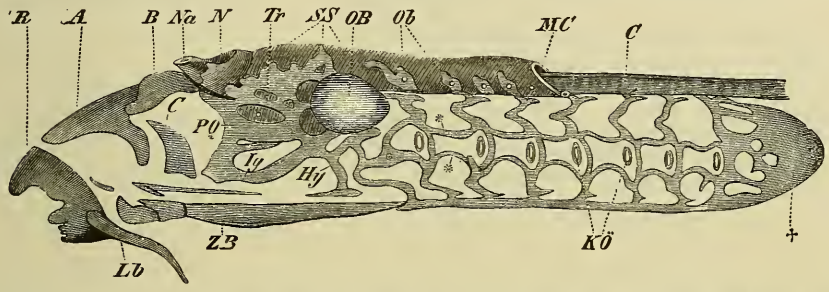


Fig. 26. — Squelette céphalique du *Petromyzon Planeri*. *Lb*, cartilage labial; *R*, cartilage annulaire de la bouche; *A*, *B*, *C*, plaques de soutien de la bouche; *ZB*, hyoïde; *Na*, orifice externe du sac nasal (*N*); *Tr*, trabécule; *PQ*, palato-carré; *Iq*, branche qui appartient au palato-carré; *SS*, tube céphalique fibreux, qui en arrière en *MC* (canal rachidien) est coupé; *OB*, vésicule auditive; *Ob*, arcs supérieurs; *Hy*, hyoïde; *KO*, orifices branchiaux; †, cul-de-sac postérieur de la cage branchiale; **, baguettes transversales de la cage branchiale; *C*, corde dorsale.

Pétromyzontes et de l'Ammocète. Chez tous ces animaux, les apophyses épineuses cartilagineuses se distinguent de celles des Squales et des Raies en ce qu'elles ne sont pas segmentées. Deux étroites lamelles cartilagineuses, qui s'étendent chez le Petromyzon, en arrière de la base du crâne, sur la face ventrale de la corde, sont segmentées (pas toujours régulièrement) et peuvent être considérées comme les premières traces de *corps vertébraux*, semblables à ceux que l'on rencontre, par exemple, chez les *Chimères*. On trouve aussi des formations analogues chez les *Sturioniens*.

Nous voyons ainsi que les *Myxinoïdes* et l'*Ammocète* avec leur colonne non segmentée présentent un degré de développement inférieur à celui des *Pétromyzontes*, chez lesquels on ne peut méconnaître des traces de segmentation.

Les Ganoïdes cartilagineux, les Chimères et les Dipnoïques se rattachent directement aux Cyclostomes par la structure de leur colonne vertébrale, car chez eux le caractère métamérique est essentiellement manifesté par la disposition des arcs supérieurs.

Les corps des vertèbres sont remplacés ici par la gaine de la corde très développée, formée de couches concentriques (fig. 28, *Cs*), dans laquelle se développent du côté dorsal de même que du côté ventral des pièces cartilagineuses. Elles sont disposées par paires. Les pièces supérieures constituent les *arcs supérieurs*, les pièces ventrales les *arcs*

inférieurs (fig. 27 et 28, *Ob*, *Ub*). Ces dernières entourent dans la région caudale l'aorte et la veine caudales ; mais plus en avant elles ne se réunissent plus sur la ligne médiane, de sorte que les arcs inférieurs se

Fig. 27. Fig. 28. Fig. 29.

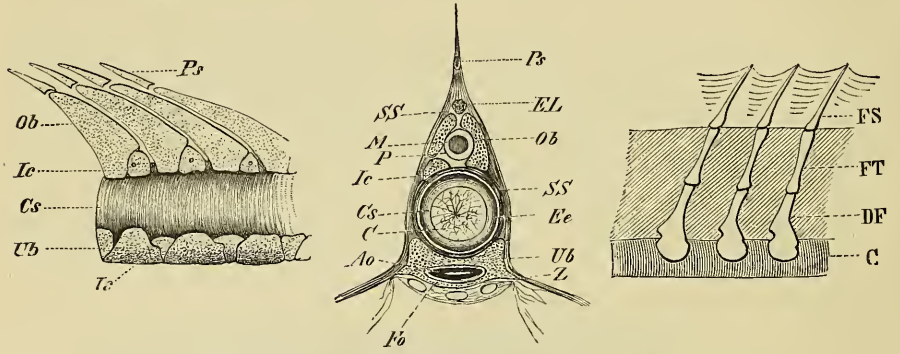


Fig. 27. — Colonne vertébrale de *Spatularia* vue de profil.

Fig. 28. — Coupe transversale de la colonne vertébrale de l'*Acipinser ruthenus* (région antérieure).
Ps, apophyses épineuses ; *EL*, ligament longitudinal élastique ; *SS*, tissu fibrillaire ; *Ob*, arcs supérieurs ; *M*, moelle épinière ; *P*, pie-mère ; *Ic*, pièces intercalaires ; *Cs*, gaine de la corde ; *C*, corde dorsale ; *Ee*, elastica externe ; *Ub*, arcs inférieurs ; *Ao*, aorte ; *Fo*, branches transversales des arcs inférieurs, qui entourent en dessous l'aorte ; *Z*, moignons basilaires des arcs inférieurs.

Fig. 29. — Fragment de la colonne vertébrale du *Protopterus* vue de profil. *C*, corde dorsale ; *DF*, apophyses épineuses ; *FT*, os interépineux ; *FS*, rayons des nageoires.

terminent de chaque côté par une saillie divergente, « *moignon basilaire* » qui peut se segmenter et représenter un appendice costiforme. Chez les *Sélaciens* et les *Téléostéens* nous trouvons une disposition tout à fait identique. La colonne vertébrale est renforcée chez les *Ganoïdes*

Fig. 30. Fig. 31.

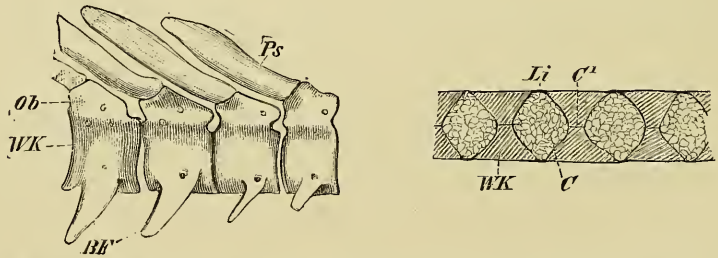


Fig. 30. — Fragment de la colonne vertébrale du *Polypterus*. *WK*, corps des vertèbres ; *BF*, moignons basilaires ; *Ob*, arcs supérieurs ; *Ps*, apophyses épineuses.

Fig. 31. — Schéma de l'accroissement intervertébral de la corde. *C*, corde dorsale ; *C1*, étranglement de la corde dorsale ; *WK*, corps des vertèbres ; *Li*, ligaments intervertébraux.

cartilagineux et chez les *Sélaciens* par des *pièces intercalaires* situées entre les arcs supérieurs et les arcs inférieurs (fig. 27 et 28, *Ic*).

La colonne vertébrale présente chez les Ganoïdes osseux un degré d'organisation bien plus élevé ; chez eux en effet il se développe *autour de la corde* du cartilage, qui donne directement naissance aux arcs et qui

est aussi le point de départ de la formation des *corps vertébraux*. En même temps la vertèbre tout entière est envahie par une ossification étendue, *qui donne à la colonne vertébrale un caractère de solidité et de rigidité très prononcés*. Dès ce moment la corde ne présente plus d'accroissement régulier; elle est étranglée ou même complètement divisée au centre du corps de chaque vertèbre (*étranglement vertébral*), tandis qu'elle conserve tout son développement entre les vertèbres et fournit ainsi en quelque sorte la masse d'union ou de remplissage entre deux corps vertébraux consécutifs (fig. 31, *C*, *C*^{1}). Ce processus s'observe chez tous les autres Poissons, c'est-à-dire chez les *Sélaciens* et les *Téléostéens*.

Fig. 32.

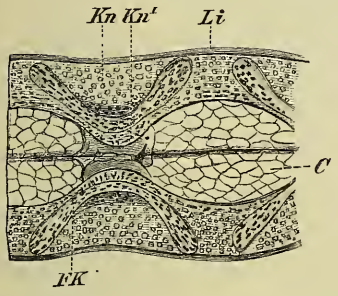


Fig. 33.

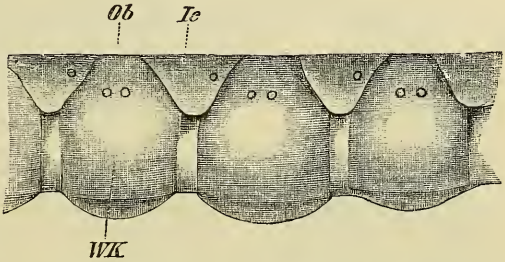


Fig. 32. — Fragment de la colonne vertébrale d'un jeune Squale (*Scyllium canicula*), d'après Cartier. *C*, corde; *Kn* et *Kn*^{1}, zones cartilagineuses externe et interne; *FK*, masse de fibro-cartilage, située entre ces deux zones, en voie de calcification; *Li*, ligament intervertébral.

Fig. 33. — Fragment de la colonne vertébrale du *Scymnus*. *WK*, corps des vertèbres; *Ob*, arcs supérieurs; *Ic*, pièces intercalaires. Les trous dans les arcs et dans les pièces intercalaires servent au passage des nerfs rachidiens.

De la sorte le corps de la vertèbre devient *biconcave* et représente un *double cône*.

Une espèce de Ganoïde osseux, le *Lépidostée*, fait seul exception; chez lui, en effet, il se forme de véritables *articulations* entre les corps vertébraux. Le corps de chaque vertèbre est creusé en arrière d'une cavité dans laquelle s'enfonce la partie antérieure de la vertèbre suivante transformée en tête articulaire. Chez les individus adultes la corde a complètement disparu, sauf dans la région caudale; mais pendant la période fœtale elle persiste dans les vertèbres, tandis qu'elle est étranglée entre les vertèbres (*étranglements intervertébraux*); c'est là une conformation que l'on ne retrouve que dans les types supérieurs, par exemple chez les *Reptiles*.

Le caractère primitif de la colonne vertébrale des Poissons se manifeste encore par le fait que ce n'est qu'exceptionnellement que les pièces des arcs vertébraux supérieurs se soudent par leurs extrémités supérieures. Dans la règle ces arcs sont complétés par de petites lamelles osseuses spéciales et par un ligament longitudinal élastique qui ne fait jamais défaut. Parfois les apophyses épineuses sont enfoncées comme des chevilles entre les deux moitiés de chaque arc.

Les *Squales* et les *Ganoïdes* possèdent un bien plus grand nombre de vertèbres (jusque près de 400) que les Téléostéens, qui en ont rarement plus de 70; chez l'Anguille on en trouve cependant environ 200.

La *région caudale de la colonne vertébrale* des Poissons mérite une attention spéciale. L'état primitif se rencontre chez l'*Amphioxus*, les *Cy-*

clostomes et les *Dipnoïques*. Chez ces animaux la corde dorsale s'étend en ligne droite jusqu'à l'extrémité postérieure du corps et est entourée symétriquement par la nageoire caudale (*queue homocerque*). La même disposition existe aussi chez les Poissons dévoniens ainsi que, pendant le jeune âge, chez les Poissons osseux (fig. 34). Mais bientôt chez ceux-ci, par

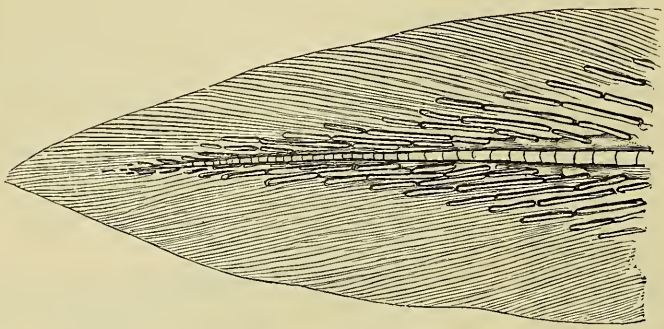


Fig. 34. — Queue de *Protopterus*.

suite d'une inégalité dans la croissance de la nageoire caudale et de son squelette, la moitié ventrale prend un développement beaucoup plus considérable, de sorte que la colonne vertébrale se trouve infléchie du côté dorsal (*queue hétérocerque*, fig. 35). L'hétérocercie peut être extérieure

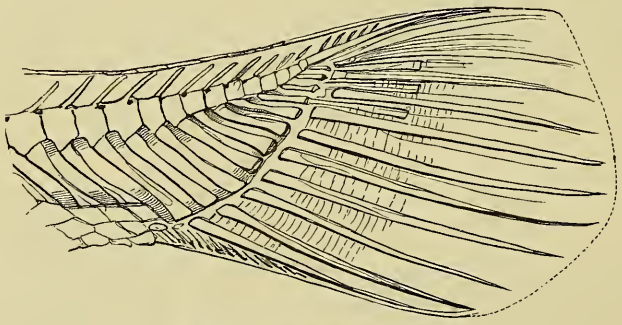


Fig. 35. — Queue de *Lepidosteus*.

(beaucoup de Poissons fossiles), ou bien elle est seulement intérieure et masquée par la nageoire caudale plus ou moins symétrique (*Lepidosteus*, *Amia*, *Salmo*, *Esox*, etc.).

Amphibiens.

La colonne vertébrale de tous les Amphibiens, sauf les Gymnophiones apodes, se divise en cinq régions, la *région cervicale*, la *région dorsale*, la *région lombaire*, la *région sacrée*, et la *région caudale*. Cette division en cinq régions se retrouve d'une manière générale à partir des Urodèles chez tous les Vertébrés.

Comme chez la plupart des Poissons, la corde est étranglée chez les

Urodèles, pendant la période embryonnaire, au niveau des corps des vertèbres, tandis qu'elle s'accroît et augmente d'épaisseur dans les intervalles intervertébraux. Les vertèbres sont par conséquent ici aussi *amphicœles*. Bientôt se développent des masses cartilagineuses intervertébrales qui refoulent graduellement la corde, de sorte que celle-ci finit par disparaître complètement. Finalement le cartilage est le siège d'un processus de différenciation ainsi que d'un processus de résorption à partir

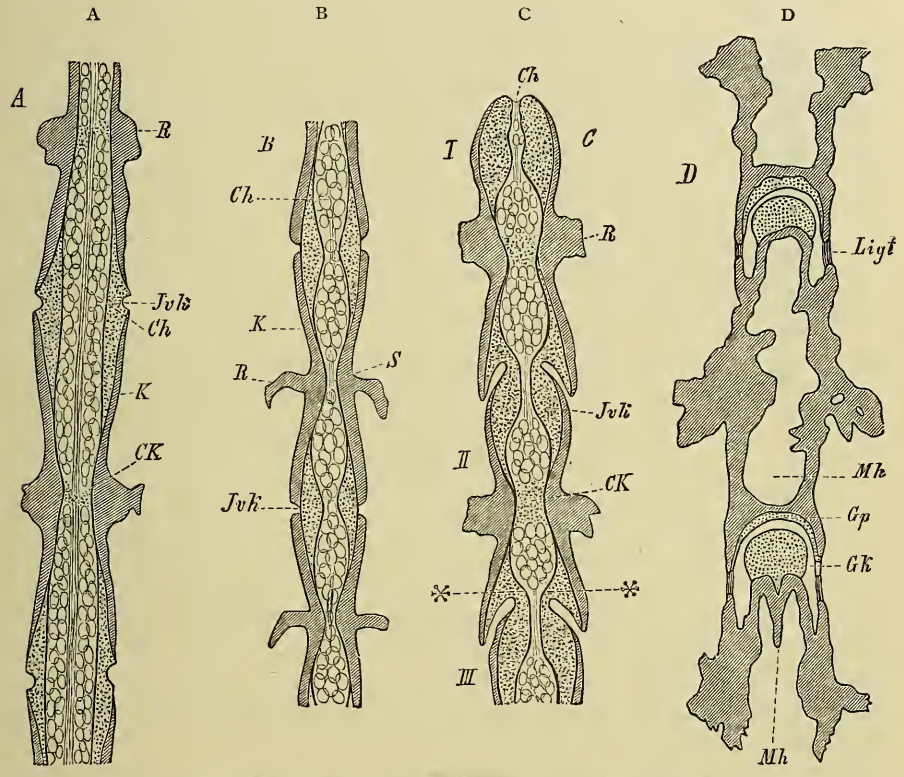


Fig. 36. — Coupes longitudinales de la colonne vertébrale de quelques Urodèles. A, *Ranodon sibiricus*; B, *Amblystoma tigrinum*; C, *Gyrinophilus porphyricus* (*I, II, III,* les trois premières vertèbres); D, *Salamandrina perspicillata*.

Ch, corde dorsale; *Jvk*, cartilage intervertébral, *CK*, cellules cartilagineuses et adipeuses intravertébrales; *K*, manteau osseux périphérique du corps des vertèbres; *R*, apophyses costales et transverses; *S*, étranglement intravertébral de la corde chez l'*Amblystoma tigrinum* sans cellules cartilagineuses et adipeuses; **, commissures cartilagineuses intervertébrales; *Mh*, cavités médullaires; *Gp, Gk*, cavité et tête articulaires; *Ligt*, Ligaments intervertébraux.

de la périphérie; dans son intérieur il se forme une *cavité articulaire*, de telle sorte que le corps de la vertèbre des Urodèles supérieurs présente en avant une tête articulaire et en arrière une cavité articulaire, toutes deux revêtues de cartilage (vertèbres opisthocœles) (fig. 36).

On peut donc distinguer dans la formation de la colonne vertébrale des Urodèles trois étapes : 1° *Union des corps vertébraux par la corde dorsale qui s'est accrue dans les intervalles intervertébraux;* 2° *union par*

des masses cartilagineuses intervertébrales ; 3° enfin articulation des vertèbres entre elles. Ces trois phrases évolutives se trouvent représentées dans l'histoire du développement ancestral des Amphibiens Urodèles. A cet égard le parallèle est complet. Toutes les formes fossiles, telles que les *Stégocéphales* du carbonifère et les *Labyrinthodontes*, ainsi que les *Ichthyoïdes*, les *Dérotrèmes* et plusieurs *Salamandrines* ont en effet des vertèbres biconcaves dépourvues de tête et de cavité articulaires (1).

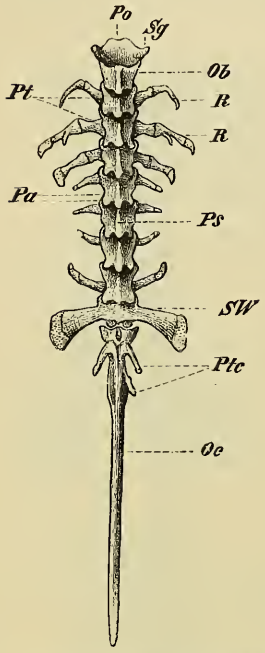


Fig. 37. — Colonne vertébrale du *Discoglossus pictus*. *Pa*, apophyses articulaires; *Ps*, apophyses épineuses; *Pt*, apophyses transverses des vertèbres dorsales; *Ptc*, apophyses transverses des vertèbres caudales (coccyx, *Oc*); *SW*, vertèbre sacrée; *Ob*, arc supérieur de la première vertèbre; *Sg*, ses facettes articulaires latérales; *Po*, son apophyse antérieure; *R*, côtes.

Tandis que les vertèbres des Urodèles ne se développent pas dans la gaine de la corde, mais dans le tissu conjonctif qui l'environne, sans passer par l'état cartilagineux, celles des *Anoures* sont préformées à l'état de cartilage, exactement comme celles des Sélaciens, des Poissons osseux et des Vertébrés supérieurs. Il se forme toujours de véritables articulations entre les corps vertébraux ; en général la tête articulaire est située en arrière et la cavité articulaire en avant de la vertèbre (*vertèbres procœles*). Une autre différence consiste en ce que la corde persiste plus longtemps dans le corps des vertèbres que dans les intervalles qui les séparent, caractère qui conduit aux Reptiles. Enfin la configuration de la *région caudale de la colonne vertébrale* est très différente chez les Urodèles et chez les Anoures. La partie caudale de la colonne vertébrale des larves de Grenouilles, qui rappelle celle des Urodèles, s'atrophie graduellement pendant la métamorphose, et les vertèbres du tronc, situées derrière la région sacrée, se soudent les unes aux autres pour former un os styliforme désigné sous le nom de *coccyx* (fig. 37, *Oc*).

Les arcs vertébraux supérieurs se développent en continuité directe avec les corps vertébraux, et il en est de même des arcs inférieurs. Ces derniers n'existent, chez les Urodèles, que dans la région caudale et ils correspondent manifestement aux moignons basilaires des vertèbres des Ganoïdes. Les antérieurs remplissent encore parfois le rôle de suspenseurs des côtes, et ce

(1) Les vertèbres des *Amphibiens paléozoïques* présentent trois modes de conformation différents, ce qui permet de répartir ces animaux en trois groupes : 1° *Rhachitomi*, corps vertébraux composés de plusieurs centres osseux, mais toujours avec un seul arc vertébral; 2° *Embolomeri*, vertèbres composées chacune de deux segments placés l'un derrière l'autre. Les arcs vertébraux supérieurs correspondent chacun à deux corps vertébraux; 3° *Stégocéphales*, corps vertébraux formés d'une seule pièce, correspondant chacun à un seul arc supérieur.

fait suffit seul pour faire rejeter l'ancienne opinion, d'après laquelle les arcs supérieurs seraient des apophyses transverses modifiées ou des côtes soudées (Wiedersheim).

Les *apophyses épineuses* ainsi que les *apophyses transverses*, en général bifurquées à la base, qui existent à partir de la deuxième vertèbre, présentent une configuration et une dimension très variables, parfois différentes dans les diverses régions du corps. Les apophyses transverses de la *vertèbre sacrée* unique, qui supporte le sacrum, sont extraordinairement développées, surtout chez les Anoures.

Les vertèbres possèdent chez tous les Amphibiens deux paires d'*apophyses articulaires*, situées sur la circonférence antérieure et sur la circonférence postérieure de la base des arcs vertébraux et dont les surfaces revêtues de cartilage se recouvrent d'une vertèbre sur l'autre comme les tuiles d'un toit (fig. 37, *Pa*). Si l'on ajoute à cela que les apophyses épineuses, comme nous l'avons mentionné plus haut, s'articulent entre elles chez plusieurs espèces d'Urodèles, on comprend comment la colonne vertébrale à peine mobile des Ganoïdes et des Sélaciens s'est transformée chez les Amphibiens, surtout chez les Urodèles, en une chaîne élégante, dont les différentes pièces sont facilement mobiles les unes sur les autres. Cette transformation doit être attribuée à des modifications dans le mode de locomotion, qui s'est adapté au milieu différent dans lequel vit l'animal.

Il nous reste encore à considérer la première vertèbre du tronc, la *seule vertèbre cervicale* des Amphibiens. Par suite de ses connexions avec le crâne elle présente des modifications que nous n'avons observées chez aucun Poisson. A partir des Amphibiens la région cervicale de la colonne vertébrale et le crâne ont une tendance à acquérir un degré de mobilité de plus en plus grand. La première vertèbre se distingue essentiellement des autres par des caractères négatifs ; elle représente en effet un simple anneau avec un corps peu développé ; les apophyses transverses et les côtes font en général défaut, ou bien les premières sont rudimentaires. A cause de sa position, immédiatement derrière le crâne, on a donné à tort à cette vertèbre le nom d'*atlas*, car le véritable atlas des Amphibiens, correspondant à la *première* vertèbre des autres Vertébrés, constitue bien à l'origine une pièce distincte, mais plus tard se soude complètement avec l'occipital (Ph. Stöhr). Par conséquent le soi-disant atlas des Amphibiens correspond à l'*axis* des autres Vertébrés, c'est-à-dire à la deuxième vertèbre. Il présente sur la circonférence antérieure de son arc inférieur une apophyse aplatie revêtue sur sa face inférieure de cartilage (apophyse odontoïde des auteurs, fig. 37, *Po*), qui s'articule avec la plaque basilaire du crâne. Son développement montre qu'elle provient de la partie postérieure chondrifiée de la corde cranienne, qui se sépare graduellement de la plaque basilaire pour se réunir par synostose avec la vertèbre. A gauche et à droite de l'apophyse odontoïde sont situées deux facettes (*Sg*) qui s'articulent avec deux saillies de l'occipital

et qui sont des apophyses transverses transformées. Les apophyses articulaires ne se développent que sur la circonférence postérieure.

Quant au nombre des vertèbres de chacune des régions de la colonne vertébrale, chez les Anoures actuels on trouve constamment huit vertèbres présacrées et une vertèbre sacrée, qui tantôt est bien différenciée, tantôt est soudée au coccyx. Les Grenouilles du diluvium et de l'époque tertiaire possédaient en tout onze vertèbres bien différenciées, dont deux faisaient partie du coccyx. Le nombre des vertèbres est bien plus variable chez les Urodèles, comme on peut le voir dans le tableau suivant. Je ferai remarquer que des variations s'observent même chez des individus appartenant à la même espèce.

	VERTÈBRES CERVICALES	VERTÈBRES du TRONC	VERTÈBRES SACRÉES	VERTÈBRES CAUDALES	TOTAL des VERTÈBRES
Salamandra perspicillata...	1	13	1	32 — 42	45 — 57
Triton cristatus.....	1	15	1	36	53
Triton helveticus.....	1	12	1	23 — 25	37 — 39
Spelerpes fuscus.....	1	14	1	23	39

Le nombre des vertèbres est bien plus considérable chez les *Pérennibranches*, les *Dérotrèmes* et les *Gymnophiones*. C'est ainsi, par exemple, que la *Sirène lacertine* en possède environ 100, le *Protée* 60, etc.

Reptiles.

Parmi les Reptiles actuels un petit nombre seulement, tels que l'*Hatteria* et les *Ascalabotes* présentent pendant toute la vie, comme les nombreuses formes fossiles, les caractères primitifs de la colonne vertébrale, c'est-à-dire des vertèbres biconcaves avec croissance *intervertébrale* de la corde. Il faut ajouter encore que chez les *Rhynchocéphales* des sutures indiquent que les vertèbres sont composées de plusieurs pièces comme chez les Amphibiens paléozoïques. On peut y distinguer en effet deux moitiés d'arc supérieur, le centrum proprement dit de la vertèbre et l'intercentrum.

Chez tous les autres Reptiles la corde persiste plus longtemps dans les corps vertébraux que dans les espaces intervertébraux, mais elle disparaît complètement sans laisser de traces quand l'animal est adulte, et est remplacée par du tissu osseux. La différence caractéristique du squelette des *Ichthyopsidés* et de celui des *Amniotes* consiste précisément dans l'ossification bien plus étendue de ce dernier, ce qui le rend plus compact, plus résistant. En général les vertèbres sont articulées entre elles suivant le type *procœle*. Les *Crocodiliens*, outre les genres de Sauriens à croissance intervertébrale de la corde que nous venons de citer, font seuls exception; chez eux il existe des *disques intervertébraux*.

Ce que nous avons dit au sujet de la division en régions de la colonne vertébrale chez les Amphibiens et des apophyses s'applique aussi aux Reptiles; mais chez eux la région cervicale est composée de plusieurs vertèbres au lieu d'une seule, et il existe toujours au moins *deux vertèbres*

sacrées pourvues de grosses apophyses transverses (1). Partout on trouve un *atlas* composé ordinairement de trois pièces (quatre chez les Crocodiliens) et un *axis* muni d'une apophyse odontoïde; tous deux sont toujours bien développés. (Pour le *proatlas* comp. fig. 38). La tête est plus mobile; les régions de la colonne vertébrale sont plus différenciées.

Par suite de l'absence de la ceinture scapulaire, la colonne vertébrale chez les *Serpents* et les *Amphisbènes* ne présente plus, comme chez les *Gymnophiones*, que deux régions correspondant au tronc et à la queue.

La colonne vertébrale des *Tortues* montre des dispositions très variables, parfois même d'individu à individu; c'est ainsi que sur le même individu des vertèbres procœles, amphicœles, opisthocœles et même biconcaves avec des disques intervertébraux cartilagineux traversés par la corde dorsale peuvent alterner sans ordre. Quelquefois il ne se forme même pas de véritables articulations dans la région caudale et dans la région cervicale, et la colonne vertébrale reste en quelque sorte à l'état embryonnaire (Tortues marines).

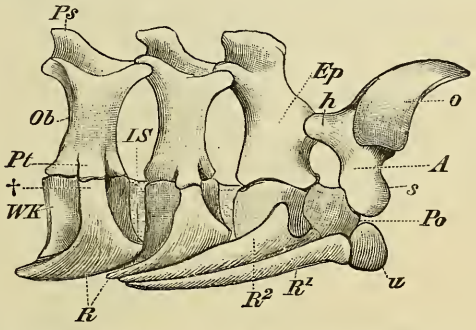


Fig. 38. — Partie antérieure de la colonne vertébrale d'un jeune *Crocodile*. *WK*, corps des vertèbres; *Ob*, arcs supérieurs; *Ps*, apophyses épineuses; *IS*, disques intervertébraux; *Pt*, apophyses transverses, qui naissent sur la racine des arcs et s'articulent en † avec les côtes (*R*, *R*¹, *R*²); *A*, atlas; *u*, sa pièce inférieure; *s*, ses pièces latérales; *o*, proatlas, reste d'une vertèbre qui existait jadis entre l'atlas et l'occipital, comme cela se voit encore chez les *Rhynchocéphales* et les *Caméléons*; *Ep*, axis articulé en *h*, avec les parties latérales de l'atlas; *Po*, apophyse odontoïde.

La colonne vertébrale des *Chéloniens* mérite encore une attention particulière, parce qu'elle est soudée dans une étendue considérable (huit vertèbres) avec les os dermiques de la carapace et forme ainsi un ensemble rigide dont les diverses parties ne sont plus mobiles les unes sur les autres (voy. le squelette dermique).

Les arcs et les corps des vertèbres sont soudés chez les *Ophidiens*, les *Lacertiliens* et les *Chéloniens;* chez les *Crocodiliens* une suture persiste entre eux. On a observé aussi exceptionnellement la même disposition chez des *Chéloniens*, par exemple chez le *Chelone midas*.

La variabilité du nombre des vertèbres dans les différentes régions de la colonne vertébrale est soumise à une loi générale qui s'applique à l'ensemble des vertèbres : les régions s'accroissent toujours aux dépens des régions voisines; c'est ainsi que les *Lacertiliens* possèdent moins de vertèbres cervicales, mais par contre davantage de vertèbres dorsales, tandis que chez d'autres Reptiles, notamment chez les formes éteintes (par exemple le *Plesiosaurus*), la région cervicale est au contraire très longue et d'autre part le thorax et la région dorsale de la colonne verticale sont courts.

---

(1) Chez les *Crocodiliens* il n'est pas rare de rencontrer *trois* vertèbres sacrées, et dans ce cas il y a une diminution correspondante dans le nombre des vertèbres présacrées. Nous verrons des faits de ce genre chez les Mammifères.

Dans les anciens Reptiles, qui avaient des dimensions bien plus considérables que de nos jours et qui étaient représentés par des espèces beaucoup plus nombreuses, le sacrum était souvent formé de quatre à cinq vertèbres.

On peut se faire une idée de la taille colossale qu'ils présentaient par les exemples suivants :

L'*Atlantosaurus immanis* de l'Amérique du nord, qui appartient au groupe des *Dinosauriens*, avait une longueur d'environ 80 pieds ; son fémur avait plus de 8 pieds de long et 25 pouces de large à la partie supérieure. Le diamètre transversal des vertèbres mesurait 16 pouces. L'*Apatosaurus laticollis*, qui provient de la même formation, possédait des vertèbres cervicales dont la longueur atteignait 3 pieds et demi.

Les vertèbres présentent une conformation très remarquable chez l'*Ichthyosaurus* et l'*Eosaurus*, qui habitaient jadis les mers chaudes du jurassique et qui offrent tous deux des points de rapprochement avec les Amphibiens et les Sauriens actuels, principalement avec les *Dérotrèmes*. Elles ont la forme de disques aplatis, profondément biconcaves comme chez les Poissons ; les apophyses transverses, rudimentaires, sont représentées de chaque côté par deux protubérances latérales. Les arcs supérieurs sont, comme chez les Dipnoïques et les Ganoïdes, incomplets en dessus ou complétés

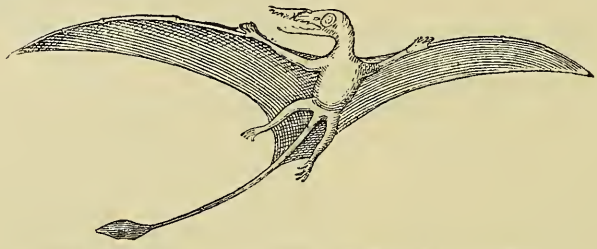


Fig. 39. — *Ramphorhynchus phyllurus* Marsh, restauré par le professeur O. C. MARSH.

seulement par du cartilage ou du tissu conjonctif. La colonne vertébrale, par suite de l'absence du sacrum, n'est divisée qu'en deux régions, la région *précaudale* et la région *caudale;* celle-ci est pourvue d'arcs vertébraux inférieurs.

Tandis que les vertèbres de l'*Ichthyosaurus* se distinguent essentiellement par des caractères négatifs, celles du *Plesiosaurus*, du *Pliosaurus*, du *Nothosaurus*, du *Simosaurus*, etc., présentent toutes les apophyses qui existent sur les vertèbres des Reptiles actuels, mais le caractère *amphicœle* domine encore chez elles. Le corps et les arcs sont le plus souvent séparés comme chez les *Dinosauriens;* les vertèbres sacrées existent toujours. L'atlas et l'axis sont fréquemment soudés, ce qui est aussi le cas chez le *Plesiosaurus* et le *Pterodactylus*. Les vertèbres cervicales de ce dernier sont allongées et conformées comme celles des Oiseaux ; la queue est rudimentaire (fig. 40).

Le *Rhamphorhynchus phyllurus* offre un intérêt particulier. Ce reptile présentait à l'extrémité de la région caudale, formée de pièces minces et grêles, une sorte de *gouvernail membraneux* (fig. 39). Il avait des ailes énormes, formées, comme celles des Chauves-Souris, d'une mince membrane, dont les traces se sont conservées de la manière la plus distincte dans la roche. Le *Pterodactylus* était également pourvu d'une membrane aliforme semblable (fig. 40).

La connaissance des genres de Reptiles éteints a la plus haute importance, parce que l'on retrouve chez plusieurs d'entre eux des points de rapprochement avec les *Oiseaux*.

Il n'est plus douteux que ces derniers ne dérivent d'ancêtres reptiliens ; mais jusqu'à présent il n'est pas encore possible de suivre les diverses étapes évolutrices qu'ils ont parcourues pendant les différentes périodes géologiques ; les matériaux paléontologiques dont nous disposons sont encore beaucoup trop insuffisants.

Dans cet ordre d'idées, le plus remarquable des fossiles qui nous soit connu est l'*Archaeopteryx lithographicus* du jurassique de Solenhofen, déjà cité plus haut. Cet animal réunit les caractères spécifiques du Reptile à ceux de l'Oiseau. Sa colonne ver-

Fig. 40. — *Pterodactylus* d'après GOLDFUSS. Le squelette de la main est modifié.

tébrale, composée de plusieurs pièces, est conformée comme celle d'un Lézard. Ce qui donne à l'animal l'aspect d'un Oiseau, c'est la présence d'un véritable plumage. On voit sur la figure 41 que la longue queue était garnie de deux rangées de plumes.

Oiseaux.

Non seulement la colonne vertébrale des Oiseaux a des rapports phylogéniques étroits avec celle des Reptiles, mais elle lui ressemble aussi par son mode de développement. Chez les uns comme chez les autres la corde finit par disparaître complètement et l'ossification est partout très prononcée. Les vertèbres, encore biconcaves chez l'*Archaeopteryx* et l'*Ichthyornis* du crétacé d'Amérique, n'ont plus nulle part le caractère Amphicœle chez les Oiseaux actuels adultes, bien qu'il se manifeste encore au début de l'ontogénie. Ce n'est que dans une période embryonnaire plus avancée que commence à apparaître la disposition inverse, telle que nous l'avons décrite chez les Reptiles.

Comme chez ces derniers, on distingue dans la colonne vertébrale une *région cervicale*, une *région dorsale*, une *région lombaire*, une *région sacrée* et une *région caudale*. Les corps et les arcs des vertèbres forment tou-

jours une seule pièce, et ne sont nulle part séparés comme c'est le cas chez certains Reptiles. Il en est de même aussi de l'*atlas*, et ici fréquemment le ligament transversal, qui fixe l'apophyse adontoïde de l'axis sur l'atlas, s'ossifie, de sorte que cette dernière se trouve engagée dans une sorte d'anneau osseux.

Les vertèbres de la région cervicale, souvent très longue et excessi-

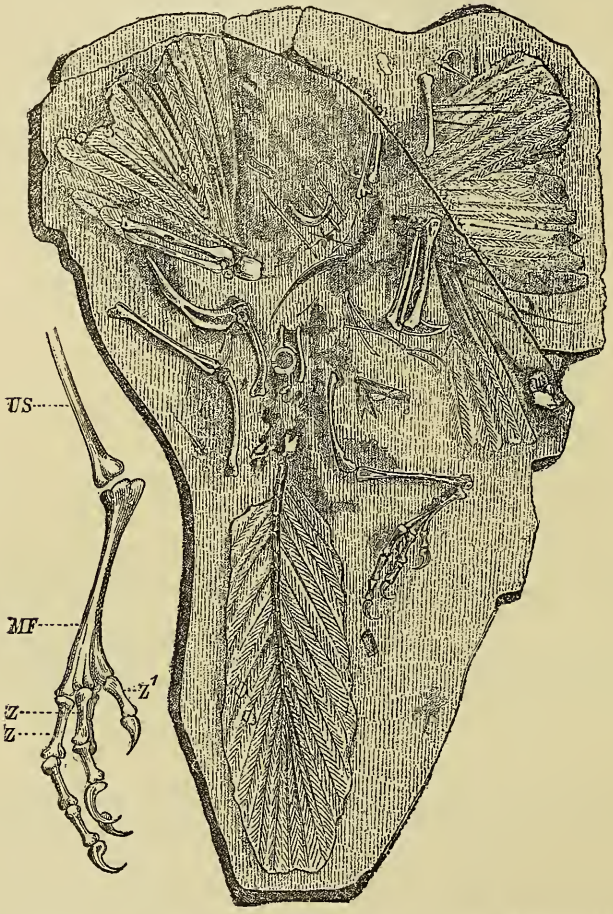


Fig. 41. — *Archaeopteryx lithographicus*. Exemplaire du British Museum d'après Owen. A gauche une partie de l'extrémité postérieure. *US*, jambe; *MF*, métatarse; *ZZ*¹, doigts.

vement mobile, sont articulées entre elles par *emboîtement réciproque*. Leurs apophyses transverses sont bifurquées à la base, la branche supérieure de bifurcation se fixe sur l'arc vertébral, la branche inférieure sur le corps (fig. 44). Elles sont par conséquent percées d'un trou. Les côtes, qui s'articulent avec elles, sont également bifurquées à leur extrémité proximale. (Comp. la colonne vertébrale des Crocodiliens, fig. 38.)

Les vertèbres du tronc sont bien moins mobiles et souvent même sont

complètement immobiles. Les disques fibro-cartilagineux, percés d'un trou au centre, intercalés entre elles, jouent pour ainsi dire le rôle de substance unissante.

Quant à la *région sacrée*, nous avons vu que chez les Reptiles actuels elle n'était composée que de deux vertèbres, tandis que dans les formes fossiles le nombre de ces dernières s'élevait jusqu'à cinq ou même six.

Chez l'embryon de l'Oiseau, au début, deux vertèbres seulement s'unissent aux os iliaques; mais, à mesure que le développement progresse, de nouvelles vertèbres, *lombaires*, *dorsales* et *caudales*, entrent en connexion

Fig. 42.

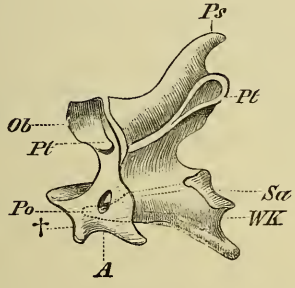


Fig. 43.

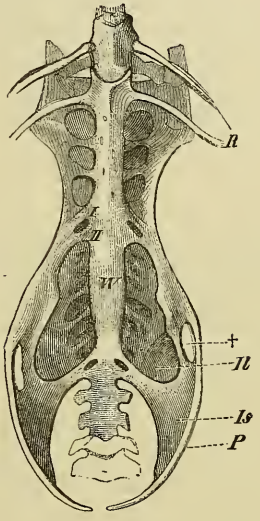


Fig. 44.

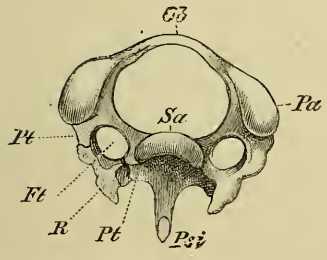


Fig. 42. — Atlas et axis du *Picus viridis*. *Ob*, arc supérieur de l'atlas; *A*, arc inférieur de l'atlas; †, articulation de ce dernier avec l'occipital; *Po*, apophyse odontoïde; *WK*, corps de l'axis; *Sa*, surface articulaire postérieure de celui-ci; *Pt*, apophyse transverse; *Ps*, apophyse épineuse de l'axis.

Fig. 43. — Bassin de *Strix bubo*, vu par la face inférieure. *W*, région des vertèbres sacrées primaires; les vertèbres sacrées secondaires sont situées entre *R* et *II* et en arrière de *W*; *Il*, ilion; *Is*, ischion; *P*, pubis; †, lacune entre l'ilion et le pubis; *R*, dernière paire de côtes.

Fig. 44. — Troisième vertèbre cervicale du *Picus viridis*, vue par sa face antérieure. *Sa*, surface articulaire du corps; *Ob*, arc supérieur; *Pa*, apophyse articulaire; *Pt*, *Pt*, les deux branches de l'apophyse transverse, synostosées d'un côté avec la côte cervicale *R*; *Ft*, trou transversaire; *Psi*, apophyse épineuse à la face inférieure de la vertèbre.

avec le sacrum et se soudent entre elles (Gegenbaur). Les deux premières sont les vertèbres sacrées *primitives* ou vraies (fig. 43, *W*), les autres ne sont que des acquisitions *secondaires*. Le nombre total des vertèbres sacrées peut s'élever jusqu'à 23.

Les apophyses transverses des deux vertèbres sacrées vraies s'ossifient directement, indépendamment des arcs vertébraux. On doit donc les considérer morphologiquement comme des *côtes, de sorte que, chez les Oiseaux, le bassin est, comme chez les Amphibiens et les Reptiles, porté par des côtes*. Il est à remarquer, d'ailleurs, que les apophyses transverses proprement dites, sont soudées aux côtes, et, par conséquent, contribuent avec elles à porter le bassin.

La *région caudale* présente toujours chez les Oiseaux actuels un caractère plus ou moins rudimentaire; les dernières vertèbres se soudent même ensemble et forment ainsi une lame osseuse verticale, parfois élargie latéralement. Elle résulte de la fusion de six à dix vertèbres; elle se termine en pointe en arrière et porte les rectrices. Tous les caractères des vertèbres sont effacés; on ne les retrouve que dans quelques traces à peine visibles d'apophyses épineuses et d'apophyses transverses (*pygostyle*). Quelques *Ratites* font seuls exception; chez eux les vertèbres restent distinctes jusqu'à l'extrémité de la queue. Cette disposition doit être considérée comme primitive, comme le montre, outre l'embryogénie, la conformation de l'*Archaeopteryx lithographicus* (fig. 15 et 41). Enfin chez plusieurs Oiseaux, par exemple la Perruche ondulée, la queue présente pendant la période embryonnaire une longueur relative bien plus considérable que celle qu'elle atteindra quand elle sera complètement formée (M. Braun). Nous rencontrerons des faits de ce genre chez les embryons de Mammifères (1).

Mammifères.

La colonne vertébrale des Mammifères ne se rattache pas directement à celle des Oiseaux et des Reptiles. La corde dorsale persiste plus longtemps dans l'intervalle des vertèbres que dans les vertèbres; elle disparaît complètement quand le développement est terminé.

Elle est remplacée par une masse gélatineuse qui persiste pendant toute la vie au centre des fibro-cartilages intervertébraux. La colonne vertébrale tout entière est préformée à l'état de cartilage. Les arcs vertébraux se développent en continuité avec le corps des vertèbres, mais présentent, comme les différentes apophyses, des points d'ossification particuliers, qui se réunissent les uns aux autres quand le développement est achevé. Jamais il ne se forme de véritables articulations entre les corps des vertèbres, mais il existe, comme chez les Amphibiens, les Reptiles et les Oiseaux, des apophyses articulaires bien développées, qui prennent naissance sur les arcs vertébraux. Le cou est en général excessivement mobile et le corps des vertèbres cervicales est assez profondément excavé pour présenter le caractère opisthocœle. D'autre part on observe précisément dans cette même région cervicale la soudure la plus étendue des vertèbres entre elles (Cétacés, etc.).

L'*atlas* et l'*axis* ne se distinguent pas essentiellement de ceux des Oiseaux, mais la division en régions de la colonne vertébrale est bien plus marquée que dans tous les autres groupes de Vertébrés, par suite des

(1) Si l'on compte six vertèbres environ pour le pygostyle des Oiseaux actuels, sept à huit pour la région pelvienne et cinq pour la région intermédiaire, on arrive au nombre encore considérable de dix-huit à dix-neuf vertèbres caudales distinctes pendant la période embryonnaire. La coalescence progressive des vertèbres dans le sacrum et la formation du pygostyle ont créé l'abîme profond qui existe entre la région caudale de la colonne vertébrale de l'*Archaeopteryx* et celle des Oiseaux actuels.

BOSTON MEDICAL LIBRARY NOV 10 1917

différences bien plus considérables que présentent les vertèbres qui composent chacune d'elles.

Chez les Ongulés à long cou (Cheval, Chameau, etc.), les apophyses épineuses des vertèbres dorsales antérieures sont très développées. Leur allongement est en rapport avec la puissance du ligament servical qui sert à supporter la tête très lourde de ces animaux. Il en est de même chez les animaux qui sont pourvus d'une ramure.

Les apophyses transverses sont toujours *simples à leur base;* elles partent du pédicule de l'arc vertébral, et, sur la face ventrale de leur extrémité distale, sont revêtues de cartilage pour s'unir à la tubérosité des côtes. Dans la région cervicale elles sont, comme chez les Oiseaux, soudées avec des côtes rudimentaires et limitent avec elles un trou (foramen transversarium). Le canal vertébral, ainsi formé par la réunion de ces trous, donne passage, comme chez les Crocodiliens et les Oiseaux, à l'artère et à la veine vertébrales.

Dans la région lombaire et la région sacrée les apophyses transverses naissent sur le *corps* des vertèbres, et comme elles sont fusionnées avec les rudiments des côtes, elles mériteraient plutôt le nom d'*apophyses latérales* (Rosenberg).

Nous reviendrons sur ce sujet à propos des côtes; nous nous contenterons pour le moment de faire remarquer que chez les Mammifères, aussi bien que chez les Amphibiens, les Reptiles et les Oiseaux, le bassin est porté par des *côtes* ou par des côtes plus des apophyses transverses. De même que chez les Reptiles et les Oiseaux, il existe aussi chez les Mammifères *deux vertèbres sacrées primaires*, auxquelles (sauf chez les Marsupiaux), s'ajoutent en général secondairement quelques vertèbres caudales. Distinctes au début comme les autres vertèbres, elles se réunissent plus tard par synostose, sans que cependant toute trace de leur indépendance primitive ait complètement disparu. Elle est en effet indiquée par les trous sacrés et par des crêtes transversales situées au point de jonction des vertèbres. Les formations apophysaires sont plus ou moins effacées dans la région sacrée, mais néanmoins toujours facilement reconnaissables par comparaison avec les vertèbres lombaires. Chez les *Anthropoïdes* et surtout chez l'*Homme* la première vertèbre sacrée forme avec la dernière vertèbre lombaire un coude; cette disposition, peu marquée encore chez l'embryon et pendant le premier âge, devient plus tard de plus en plus prononcée par suite de la marche verticale. Il en résulte que l'extrémité inférieure de la région lombaire fait de plus en plus saillie dans la cavité du bassin et forme ce que l'on appelle le *promontoire*. Sur la face dorsale du sacrum s'ouvre le canal rachidien; son orifice est fermé par du tissu fibreux et par la peau.

La région caudale, sur laquelle ne se développent plus d'arcs inférieurs, sauf chez les *Sirènes*, les *Cétacés*, les *Kangurous* et quelques *Singes* à longue queue, présente de grandes variations de longueur. C'est chez les *Primates*, qu'elle est le plus réduite. Chez l'*Homme* elle est composée au maximum de 5 à 6 vertèbres; chez les *Singes* elle en renferme parfois

moins encore. Leur ensemble forme un court appendice rudimentaire qui peut (plus fréquemment chez l'homme que chez la femme) se souder au sacrum et auquel on donne le nom de coccyx. Les vertèbres, qui le constituent, sont, surtout en arrière, excessivement rudimentaires et ne représentent plus que des *corps* vertébraux dépourvus de toute espèce d'apophyses.

L'embryon humain âgé de cinq semaines présente l'ébauche de 38 vertèbres caudales ; les deux dernières ne sont plus nettement différenciées et n'arrivent plus au stade cartilagineux. Plus tard survient une réduction par suite de la fusion graduelle des vertèbres entre elles.

Ces faits indiquent suffisamment que l'*Homme a dû posséder jadis un squelette axial beaucoup plus long*, ce que corrobore aussi la manière dont la moelle épinière se comporte dans l'embryon.

Bibliographie.

L. Agassiz. *Recherches sur les Poissons fossiles.* Neuchâtel, 1833-43.
O. Cartier. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXV. Suppl. 1875.
E. D. Cope. *Extinct Batrachia from the Perm. Form. of Texas.* Pal. Bullet. N° 29. Proceed. American philos. Soc. 1878, 1880, 1886. American Naturalist, 1880-1886.
J. Cornet. *Note sur le prétendu Pro-Atlas des Mammifères et de l'Hatteria punctata.* Bullet. de l'Acad. royale de Belgique. 3e série. T. XV. 1888.
H. Fol. *Sur la queue de l'embryon humain.* Comptes rendus, 1885.
A. Froriep. *Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1886. (Il y est aussi question de la colonne vertébrale des Oiseaux).
W. Dames. *Ueber Archaeopteryx.* Paläont. Abhandl., herausgegeben von W. Dames und E. Kayser. T. II. fasc. 3. Berlin, 1884.
C. Gegenbaur. *Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Vögel, etc.* Jenaische Zeitschr. T. VI.
Id. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien.* Leipzig, 1862.
L. Gerlach. *Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschlichen Embryo.* Morphol. Jahrb. T. VI.
A. Götte. *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere.* Arch. f. mikr. Anatomie, T. XV. 1878.
A. Günther. *Description of Ceratodus Forsteri.* Philos. Transact. of the Royal Society. London, 1871.
C. Hasse. *Das natürliche System der Elasmobranchier, etc.* Jena, 1879-82.
C. K. Hoffmann. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* Niederl. Arch. f. Zool. T. IV.
B. Lvoff. *Vergleichende anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide.* Bullet. Soc. imp. des naturalistes de Moscou, 1887.
O. C. Marsh. *Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed birds of North-America.* Washington, 1880.
C. Rosenberg. *Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen.* Morph. Jahrb. T. I, 1876.
R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata. Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen.* Genua, Annali del Museo civico. T. VII. 1876.
Id. *Die Anatomie der Gymnophionen.* Jena, 1879.
Id. *Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens.* Morph. Studien. Fasc. I. Jena, 1880.

---

2. Côtes.

Les côtes représentent, il est vrai, des formations appendiculaires de la colonne vertébrale, mais, en général, elles ne doivent pas être

considérées comme des excroissances, des prolongements de celle-ci; elles se développent effectivement *indépendamment d'elle* dans la couche squelettogène, c'est-à-dire dans le tissu des somites. Leur réunion avec la colonne vertébrale n'a lieu que secondairement (C. Hasse, E. Fick). En rapport intime avec les myocommes, elles présentent comme ceux-ci une disposition métamérique dans l'intervalle des vertèbres; elles passent dans leur développement ontogénique de même que dans leur développement phylogénique par les trois *états membraneux*, *cartilagineux* et *osseux*. Leur ossification est toujours indépendante de la colonne vertébrale, ce qui suffit pour les séparer génétiquement d'elle. Leur conformation, leur mobilité et leur nombre sont très variables suivant les différents groupes; c'est ainsi que tantôt elles ont la forme de courts appendices rudimentaires de la colonne vertébrale, dirigés presque horizontalement, tantôt elles sont allongées et entourent, en se réunissant par leur extrémité ventrale, la cavité viscérale tout entière à la manière de cercles de barrique.

Les côtes peuvent exister dans toute l'étendue de la colonne vertébrale; cette disposition, opposée à celle que l'on observe chez les types supérieurs où leur nombre est plus ou moins réduit, doit être regardée, nous l'avons déjà vu, comme primordiale.

Poissons et Dipnoïques.

Chez l'*Amphioxus*, les *Cyclostomes*, les *Chimères* et beaucoup de *Raies*, on ne peut pas encore parler de côtes; à leur place on trouve un tractus fibreux qui part de la couche squelettogène, au-dessous de la corde, et s'étend entre la couche dorsale et la couche ventrale du grand muscle latéral du tronc. Chez tous les autres Poissons, les côtes, tantôt cartilagineuses, tantôt ossifiées, reposent sur les moignons basilaires, par conséquent latéralement et au-dessous des corps des vertèbres correspondantes. J'insiste expressément sur ce fait, car il établit entre les Poissons et les Vertébrés supérieurs une opposition tranchée. Chez les *Dipnoïques*, où les moignons basilaires font défaut, les côtes s'appuient directement sur la gaine de la corde, à sa face inférieure.

Dans la description des arcs inférieurs, nous avons montré que, à la région caudale, chez les Ganoïdes, à mesure qu'ils sont plus rapprochés du tronc, leurs branches, au lieu d'être réunies par leur extrémité, divergent de plus en plus, et représentent ainsi des appendices distincts, qui peuvent se séparer plus loin pour constituer des *côtes*. J'appellerai de nouveau l'attention sur ce fait, car les côtes des *Ganoïdes* et probablement aussi celles des *Dipnoïques* présentent, par conséquent, un mode de développement tout autre que celles des autres Vertébrés. En d'autres termes, elles sont des *différenciations des arcs inférieurs*.

Comme chez les *Sélaciens* et les *Téléostéens* les arcs inférieurs mêmes peuvent porter des côtes, ces dernières sont donc morphologiquement différentes de celles des Ganoïdes, et il en est précisément de même des

côtes de tous les Vertébrés supérieurs. On doit avoir partout présent à l'esprit que les arcs inférieurs (hémapophyses), qui se montrent dans la région caudale, sont des formations *spéciales*, qui n'ont génétiquement rien de commun avec les côtes et, par conséquent, ne peuvent pas être attribuées à une fusion de ces dernières. On ne doit pas davantage regarder les arcs inférieurs des Amphibiens, des Reptiles, etc., comme des apophyses transverses modifiées, car celles-ci existent, comme je l'ai déjà montré en 1875, dans la région caudale à côté des *arcs inférieurs* aussi bien que les côtes (comp. la colonne vertébrale des Urodèles). Les côtes des Poissons présentent un caractère très primitif en ce qu'elles existent en général dans toute la longueur de la colonne vertébrale. Il est rare qu'elles fassent entièrement défaut, comme, par exemple, chez les *Lophobranches* et le *Spatularia;* en revanche, elles sont souvent rudimentaires (beaucoup de *Téléostéens*, *Squales*).

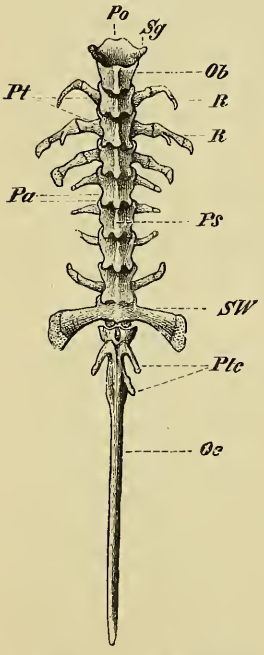


Fig. 45. — Colonne vertébrale du *Discoglossus pictus*. *Pa*, apophyses articulaires; *Ps*, apophyses épineuses; *Pt*, apophyses transverses des vertèbres dorsales; *Ptc*, apophyses transverses des vertèbres caudales (coccyx, *Oc*); *SW*, vertèbre sacrée; *Ob*, arc supérieur de la première vertèbre; *Sg*, ses facettes articulaires latérales; *Po*, son apophyse antérieure; *R*, côtes.

Dans d'autres espèces, par exemple de nombreux *Téléostéens* et *Ganoïdes*, elles sont au contraire très développées et entourent la cavité viscérale comme des cercles de barrique, mais sans jamais se réunir sur la ligne médiane. *C'est là une loi qui s'applique à toute la série des Poissons.*

Quant aux rapports que les côtes antérieures affectent chez certains Téléostéens avec l'organe olfactif, il en sera question plus tard quand nous traiterons de ce dernier.

Amphibiens.

Ici nous rencontrons des atrophies considérables; d'une part les côtes sont en général limitées au tronc ou s'étendent au plus (chez certains *Urodèles*) jusque sur la première vertèbre caudale, et d'autre part elles sont tellement courtes, surtout chez les *Anoures*, qu'elles ne peuvent plus entourer la cavité viscérale. Chez beaucoup d'Anoures les côtes ne sont mêmes plus distinctes, elles sont soudées avec les larges apophyses transverses (fig. 45, *R*).

Les côtes des Urodèles sont bifurquées à leur extrémité proximale. Une des branches de bifurcation s'articule avec la racine de l'apophyse transverse qui naît sur l'arc vertébral, la seconde avec la racine qui naît sur le corps de la vertèbre. *Cette dernière correspond seule, par sa position, au moignon basilaire des Ganoïdes et des Sélaciens, l'autre (dorsale) doit être considérée comme une acquisition secondaire.* C'est de la même façon qu'il faut interpréter la bifurcation de l'extrémité des côtes des Reptiles et des Oiseaux, ainsi que la double articulation des côtes des Mammifères avec la colonne vertébrale.

A l'exception de la première, toutes les autres vertèbres du tronc sont munies de côtes chez les Urodèles, et ce n'est que très exceptionnellement (*Spelerpes*) que certaines vertèbres (lombaires) en sont dépourvues (Wiedersheim).

Reptiles.

Les côtes des Reptiles sont très développées. *Toujours un certain nombre d'entre elles*, auxquelles on donne le nom de *vraies côtes*, *se fusionnent à leur extrémité pour former sur la face ventrale un sternum.* Celles dont les extrémités restent libres sont appelées *fausses* côtes.

Les côtes des *Serpents* sont les moins différenciées; elles existent, en effet, dans toute la longueur du tronc depuis la troisième vertèbre cervicale jusqu'à l'anus, et présentent à peu près la même dimension et la même forme. Chez les *Lacertiliens* elles se composent d'une *pièce dorsale osseuse* non bifurquée et d'une *pièce ventrale cartilagineuse;* trois ou quatre d'entre elles arrivent jusqu'au sternum.

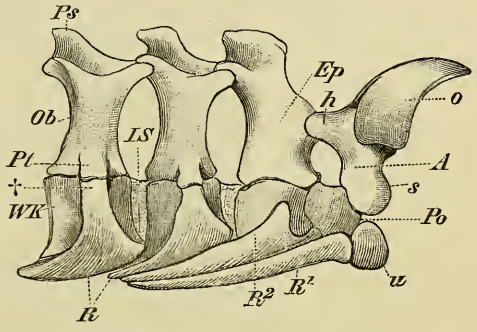


Fig. 46. — Partie antérieure de la colonne vertébrale d'un jeune *Crocodile*. *WK*, corps des vertèbres; *Ob*, arcs supérieurs; *Ps*, apophyses épineuses; *IS*, disques intervertébraux; *Pt*, apophyses transverses, qui naissent sur la racine des arcs et s'articulent en ┼ avec les côtes (*R*, R^1, R^2); *A*, atlas; *u*, sa pièce inférieure; *s*, ses pièces latérales; *o*, proatlas, reste d'une vertèbre qui existait jadis entre l'atlas et l'occipital, comme cela se voit encore chez les *Rhynchocéphales* et les *Caméléons;* *Ep*, axis articulé en *h*, avec les parties latérales de l'atlas; *Po*, apophyse odontoïde.

Chez les *Chéloniens*, dans la région cervicale, les côtes se soudent plus ou moins complètement avec les vertèbres; dans le tronc, au contraire, elles se soudent avec les plaques costales de la carapace. Leur extrémité proximale non bifurquée est située dans l'intervalle des vertèbres, au point de réunion de l'arc et du corps.

L'*extrémité proximale* des côtes des *Crocodiliens* est bifurquée au cou, disposition qui correspond aux doubles apophyses transverses de cette région et qui détermine la formation d'un canal. Plus en arrière, les côtes augmentent de longueur et se divisent en deux ou trois pièces articulées les unes avec les autres. Elles se séparent graduellement du *corps* des vertèbres, en même temps que les apophyses transverses deviennent de plus en plus volumineuses, de sorte que celles-ci finissent par porter seules les côtes.

Chez le *Crocodile*, neuf côtes atteignent le sternum, chez l'*Alligator* huit. La dernière côte est articulée avec la dix-septième vertèbre; à partir de la dix-huitième vertèbre les apophyses transverses ne portent que de courtes apophyses cartilagineuses. Outre les côtes proprement dites, il existe encore chez les Crocodiliens (et aussi chez l'Hatteria), comme nous l'avons indiqué plus haut, des *côtes ventrales* au nombre de huit paires. Elles ne sont pas préformées à l'état de cartilage; on doit les

considérer comme des intersections tendineuses ossifiées et par suite comme des formations secondaires. Le nom de côtes ventrales qu'on leur a donné est très impropre. Elles n'ont aucune connexion avec la colonne vertébrale, mais sur la face ventrale elles se réunissent toutes sur la ligne médiane (voy. le bassin des Dipnoïques).

Oiseaux.

La division des côtes en deux parties, l'une *vertébrale*, l'autre *sternale* est encore bien plus marquée chez les Oiseaux, où elle est manifeste-

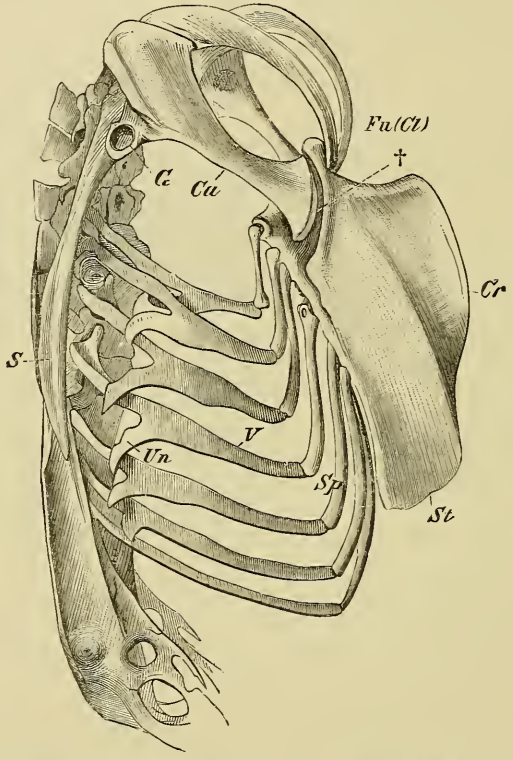


Fig. 47. — Squelette du tronc d'un *Faucon*. *S*, omoplate; *G*, sa surface articulaire avec l'humérus; *Ca*, coracoïde, articulé en † avec le sternum *(St)*; *Fu (Cl)*, clavicule; *Cr*, bréchet; *V* et *Sp*, parties vertébrale et sternale des côtes; *Un*, apophyse uncinée.

ment en rapport avec le mode respiratoire. Chez ces animaux les côtes présentent, en outre, des *apophyses uncinées*, qui recouvrent chacune la côte suivante et donnent ainsi une plus grande solidité à la cage thoracique, à laquelle contribue également le mode d'union (souvent par synostose), que nous avons indiqué plus haut, des vertèbres dorsales. Par la présence des apophyses uncinées, comme d'ailleurs par plusieurs autres caractères, les côtes des Oiseaux présentent des rapports avec celles des Reptiles, notamment avec l'*Hatteria* et les *Crocodiles*. Le nombre des côtes qui se soudent au sternum varie entre deux et neuf.

Nous avons montré plus haut que dans la région cervicale les côtes peuvent se souder avec les apophyses transverses chez les représentants de tous les Amniotes; nous rappelerons encore les synostoses entre les côtes des Tortues et les plaques de leur squelette dermique.

Mammifères.

Chez les Mammifères les côtes cervicales se soudent complètement avec les vertèbres; elles présentent à leur base un trou (*foramen transversarium*). Les dernières peuvent rester distinctes et articulées avec les vertèbres correspondantes. Le nombre des côtes qui se réunissent au sternum, soit directement (vraies côtes), soit indirectement (fausses côtes), est très variable. Si leur extrémité inférieure est libre et se perd dans les parois de l'abdomen, on leur donne le nom de *côtes flottantes*. Chez les *Cétacés* les dernières côtes n'ont aucune connexion avec la colonne vertébrale.

Les vraies et les fausses côtes présentent toujours à considérer une *tête*, un *col*, une *tubérosité* et un *corps* (fig. 48).

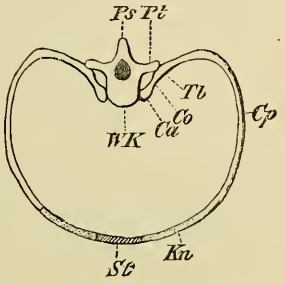


Fig. 48. — Anneau costal de l'*Homme*. *WK*, corps de la vertèbre; *Pt*, *Ps*, apophyse transverse et apophyse épineuse; *Cp*, corps, *Ca*, tête, *Co*, col, et *T*, tubérosité de la côte; *Kn*, cartilage costal; *St*, sternum.

La tête s'articule avec le corps de deux vertèbres voisines, ou d'une seule. La tubérosité s'articule avec la face ventrale recouverte de cartilage de l'apophyse transverse, qui lui sert en quelque sorte d'arc-boutant. L'homologie de la tête et de la tubérosité d'une part avec les deux branches de bifurcation de l'extrémité proximale des côtes des Vertébrés inférieurs d'autre part a déjà été signalée à propos de la colonne vertébrale. Tous ces caractères sont plus ou moins effacés dans les côtes flottantes, qui sont en outre beaucoup plus courtes et tout à fait rudimentaires.

L'embryogénie montre que les côtes apparaissent aussi dans la région lombaire et dans la région sacrée chez les Mammifères, mais qu'elles se soudent plus tard avec la face antérieure des apophyses transverses (Rosenberg). Ce fait a été démontré particulièrement chez l'Homme, et la présence d'une treizième paire de côtes, qu'il n'est pas rare d'observer chez lui, prouve qu'à une époque, qui ne doit pas être très reculée, il possédait des *côtes lombaires* bien développées. D'autre part, on peut conclure du caractère rudimentaire et des dimensions individuelles variables de la onzième et de la douzième paire, que celles-ci tendent à disparaître graduellement. Cette conclusion se trouve encore corroborée par le fait, confirmé par l'embryogénie, que jadis chez l'Homme plus de sept paires de côtes étaient unies au sternum (Ruge). Chez les *Chiroptères* le nombre des vraies côtes est encore moindre; il n'est que de six.

Il s'effectue ainsi un raccourcissement progressif de la région dorsale de la colonne vertébrale au profit de la région lombaire, de sorte que l'on peut appliquer à l'ensemble des Vertébrés le principe que la réduction du nombre des côtes est, en général, corrélatif d'un degré supérieur de perfectionnement de l'organisme.

3. Sternum.

Le *sternum* n'existe chez aucun Poisson; il apparaît pour la première fois chez les Amphibiens sous la forme d'une petite pièce cartilagineuse, située sur la ligne médiane dans la région thoracique, de configuration

très variable et qui doit son origine à deux lamelles cartilagineuses, enfoncées dans les intersections tendineuses, auxquelles vient s'unir, d'une façon plus ou moins intime, la ceinture scapulaire par l'intermé-

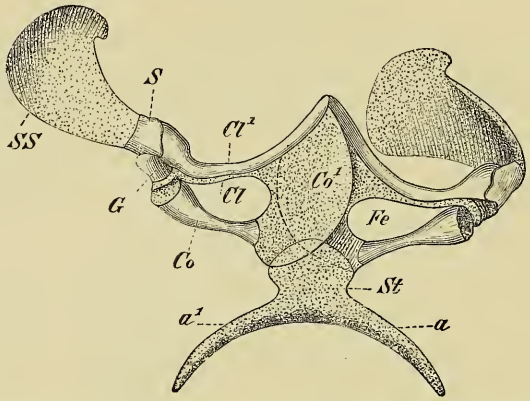


Fig. 49. — Ceinture scapulaire et sternum du *Bombinator igneus*. *St*, sternum avec ses deux prolongements (*a*, a^1); *S*, omoplate; *SS*, sus-scapulaire, à droite dans sa position normale, à gauche étalé horizontalement; *Co*, coracoïde; Co^1, épicoracoïde, qui de chaque côté s'enfonce dans une rainure du bord sternal supérieur; *Cl*, clavicule cartilagineuse; Cl^1, clavicule osseuse; *Fe*, trou entre la clavicule et le coracoïde; *G*, cavité glénoïde.

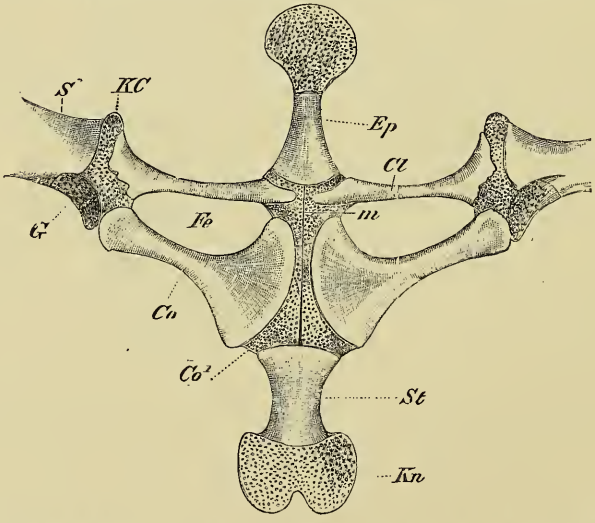


Fig. 50. — Face ventrale de la ceinture scapulaire de la *Rana esculenta*. *St*, sternum osseux; *Kn*, sternum cartilagineux; *S*, omoplate; *KC*, commissure cartilagineuse entre cette dernière et la clavicule (*Cl*); *Co*, coracoïde; Co^1, épicoracoïde; *m*, suture entre les deux épicoracoïdes; *G*, cavité glénoïde; *Fe*, trou entre le coracoïde et la clavicule; *Om*, omosternum.

diaire du coracoïde et de l'épicoracoïde; c'est ainsi, par exemple, que cette union est très intime chez les *Rana*, tandis que chez les *Bombinator* elle est très lâche (fig. 49 et 50).

La phylogénie du sternum des Amphibiens est encore complètement inconnue, et on ne peut dire d'une manière certaine s'il est homologue à

celui des Amniotes. De même, les opinions diffèrent sur la signification d'une seconde pièce, de semblable conformation, située chez les *Rana* sur la ligne médiane où elle s'étend de la ceinture scapulaire vers la tête. Dans tous les cas, elle n'a rien de commun avec l'*épisternum*, et nous la désignerons provisoirement, à l'exemple de W. K. Parker, sous le nom d'*omosternum* (fig. 50, *Om*). (Comp. le bassin des Dipnoïques.)

Le sternum des *Amniotes* est formé, comme nous l'avons vu plus haut, par les côtes. Un certain nombre de côtes se réunissent, en effet, par leurs extrémités ventrales et constituent ainsi de chaque côté une bandelette cartilagineuse (*bandelette sternale*). Les deux bandelettes se rapprochent progressivement l'une de l'autre, s'unissent sur la ligne médiane et forment ainsi une plaque sternale cartilagineuse, impaire. Les côtes, qui ont pris part à sa formation, s'en séparent secondaire-

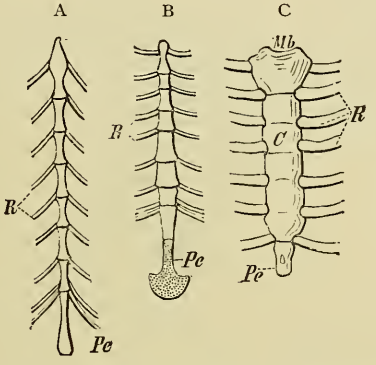


Fig. 51.
A. Sternum du *Renard*.
B. Sternum d'un *Morse*.
C. Sternum de l'*Homme*.

Mb, manubrium;
C, corps;
Pe, apophyse ensiforme;
R, *R*, côtes.

ment et s'articulent avec elle. Plus tard, le cartilage s'incruste de sels calcaires (*Reptiles*), ou il se développe de la substance osseuse (*Oiseaux*, *Mammifères*).

Chez les Reptiles, les Oiseaux et même les Mammifères inférieurs (Monotrèmes) le sternum et la ceinture scapulaire présentent les mêmes rapports que chez les Amphibiens. Partout les coracoïdes (fig. 53, *Co*, *Co*[1]) s'unissent directement au bord supérieur et latéral du sternum. (Comp. fig. 47, *St*, *Ca*, et fig. 50, 52, *St*.)

Le sternum (souvent fenêtré) prend un très grand développement chez les *Oiseaux*. Il représente une large plaque portant une crête, ou bréchet (*crista sterni*), destinée à l'insertion des muscles de l'aile (*Carinates*, fig. 47) (1). Chez les *Oiseaux coureurs* ou *Ratites*, le bréchet manque et le sternum est une plaque large, faiblement bombée et lisse. Il existe aussi des *Carinates* dont le bréchet est rudimentaire.

Le *sternum des Mammifères* est formé, en général, par un nombre de côtes plus considérable que chez les Reptiles et les Oiseaux. Représenté au début par une seule plaque cartilagineuse, il se divise plus tard en

(1) Une crête analogue existe sur le sternum des *Ptérosauriens* et des *Chauves-Souris* (adaption fonctionnelle).

territoires osseux en nombre égal à celui des côtes auxquelles il donne attache. Dans d'autres cas, par exemple chez les *Primates*, les différents territoires osseux se fusionnent et constituent une longue plaque (*corps du sternum*), dont les extrémités proximale et distale différenciées prennent le nom, la première de *manubrium*, la seconde d'*apophyse ensiforme*. Cette dernière doit son origine, comme l'a montré Ruge, à ce que la huitième paire de côtes se soude à la face ventrale pendant la période fœtale (fig. 51 C).

4. Épisternum.

On désigne sous le nom d'*épisternum* une plaque osseuse, qui repose sur l'extrémité proximale ou en partie aussi sur la face ventrale du

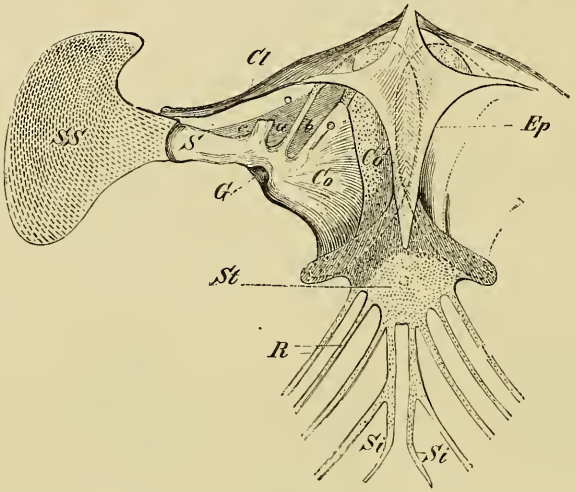


Fig 52. — Ceinture scapulaire et sternum de l'*Hemidactylus verrucosus*. *St*, sternum; *R*, côtes; *Si*, bandelettes sternales, auxquelles se rattache la dernière paire de côtes; *SS*, sus-scapulaire; *S*, omoplate; *Co*, coracoïde; *Co*¹, épicoracoïde cartilagineux; *Ep*, épisternum; *a*, *b*, *c*, trous du coracoïde fermés par une membrane; *Cl*, clavicule; *G*, cavité glénoïde.

sternum et qui n'est unie à ce dernier que par du tissu fibreux ou du cartilage, ou qui est synostosée avec lui. L'épisternum dérive génétiquement pour une grande part des *extrémités internes des clavicules*, qui se séparent plus tard du reste de l'os, de sorte qu'en l'absence de clavicules il ne peut pas y avoir d'épisternum (Götte). Cette origine se manifeste aussi par ce fait que les deux os restent en connexion intime pendant toute la vie.

On rencontre pour la première fois un épisternum chez les Reptiles où il affecte l'aspect d'une pièce osseuse mince en croix ou en T (fig. 52, *Ep*), qui est intimement unie à la face ventrale du sternum. Il rappelle sous certains rapports les plaques osseuses dermiques de la région pectorale des *Labyrinthodontes*.

Chez les *Chéloniens* et les *Ophidiens* il n'existe pas d'épisternum et il

en est de même du *Chaméléon* et de l'*Orvet*. Chez les Oiseaux on n'a pas encore reconnu de pièces osseuses distinctes qui puissent correspondre à un appareil épisternal; il est manifeste qu'elles se sont atrophiées depuis très longtemps ou qu'elles ont même disparu, de sorte qu'elles ne se montrent même plus dans le cours de l'ontogénèse. A leur place s'est développé le *ligament cristo-claviculaire* impair, qui ne leur est cependant pas spécialement homologue. Peut-être pourrait-on encore faire intervenir l'apophyse interclaviculaire, située à l'extrémité postérieure de la clavicule, qui possède un point d'ossification distinct (interclavicule, Parker) et la couche périostique du bord ventral du bréchet, qui se continue directement en avant avec le ligament cristo-claviculaire (Fürbringer).

Chez plusieurs Mammifères, l'épisternum, après s'être séparé des clavicules, se divise en trois parties, une médiane et deux latérales. Chez les *Marsupiaux* et les *Monotrèmes*, elles existent toutes les trois et elles représentent une pièce distincte de l'extrémité antérieure du sternum, qui émet, comme chez les Reptiles, deux branches latérales, et qui se réunit aux clavicules (fig. 53).

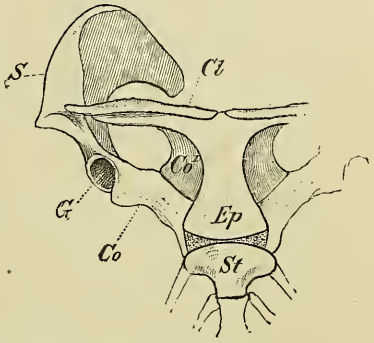


Fig. 53. — Ceinture scapulaire de l'*Ornithorhynchus paradoxus*. *St*, sternum; *Ep*, épisternum; *Co*, coracoïde; *Co*¹, épicoracoïde *S*, omoplate; *Cl*, clavicule; *G*, cavité glénoïde.

Chez d'autres Mammifères, où il y a une véritable articulation entre l'épisternum, les clavicules et le sternum, la pièce médiane se soude avec le manubrium ou avec son périoste; les parties latérales persistent seules sous la forme de *cartilages interarticulaires* (*Primates*), ou bien elles disparaissent aussi et il ne subsiste plus, comme dernière trace, qu'un ligament fibreux entre la clavicule et le sternum (*Chiroptères*).

Il est plus que douteux que toutes les pièces auxquelles on donne le nom d'*épisternum* dans la série des Vertébrés soient des formations homologues; il est surtout difficile d'admettre, comme nous l'avons vu plus haut, le parallèle qu'on a voulu établir entre l'épisternum des *Amphibiens anoures* et celui des *Amniotes*.

Bibliographie.

G. Baur. *On the Morphology of Ribs*. American naturalist, 1887.

C. Gegenbaur. *Ueber die episternalen Skelettheile und ihr Vorkommen bei den Säugethieren und beim Menschen*. Jenaische Zeitschr. T. I.

A. Götte. *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere*. Arch. f. mikr. Anat. T. XIV et XV.

C. K. Hoffmann. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere*. Niederl. Arch. f. Zoologie. T. IV et V.

W. K. Parker. *A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum.* Roy. Soc. 1867.
G. Ruge. *Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbeine und an der Sterno-clavicularverbindung des Menschen.* Morph. Jahrb. T. VI. 1880.

5. Squelette céphalique.

Le crâne passe comme la colonne vertébrale, aussi bien dans le développement individuel que dans le développement ancestral, par trois états, *membraneux*, *cartilagineux* et *osseux*. La ressemblance qui se trouve ainsi établie entre eux est encore essentiellement augmentée par le fait que la corde dorsale se continue sur une certaine étendue dans la partie basilaire du crâne, de sorte que celle-ci se développe aux dépens de la même couche squelettogène que la colonne vertébrale et dans son prolongement axial immédiat.

Mais on doit attacher une importance bien autrement considérable à ce que la tête est constituée pendant la période embryonnaire, comme toute la région dorsale du tronc, par une série de somites, et qu'ainsi *toutes deux procèdent d'une ébauche métamérique*. Il en résulte que la tête, dont le développement est connexe au développement phylétique du cerveau et des organes supérieurs des sens, doit dériver d'une transformation de la partie antérieure du tronc. Ces somites céphaliques, qui *renferment chacun une cavité*, diverticule du *cœlome* (voir l'Introduction), donnent naissance aux muscles de la région correspondante, ainsi qu'aux éléments du squelette céphalique. A mesure que le développement progresse, cette segmentation primitive s'efface de plus en plus, et plus tard le crâne semble être, principalement chez les Vertébrés inférieurs, par exemple les Poissons cartilagineux, *formé d'une seule pièce*.

A la face inférieure du crâne se développe, autour de la partie antérieure de l'intestin antérieur, un système d'arcs cartilagineux ou osseux, disposés les uns derrière les autres, auquel on donne le nom de SQUELETTE VISCÉRAL. Il a des rapports étroits avec la *respiration branchiale;* chaque groupe de deux arcs limite en effet une fente qui se forme dans l'entoderme de l'intestin antérieur (*fente branchiale*). L'arc viscéral antérieur borde l'orifice buccal auquel il sert de charpente ; il devient le SQUELETTE DE LA MACHOIRE, et chez les types supérieurs le SQUELETTE DE LA FACE. Les arcs situés en arrière servent uniquement à supporter les branchies.

La *partie cranienne* du squelette céphalique seule peut être considérée comme formée par des somites; la partie viscérale au contraire présente une segmentation distincte et ses rapports avec la métamérie du crâne proprement dit sont en grande partie effacés. Néanmoins il ne faut pas oublier que, non seulement le tissu mésodermique des somités céphaliques se prolonge dans les arcs branchiaux, mais encore qu'à une certaine phase évolutive chacun des deux arcs branchiaux antérieurs présente dans son intérieur une cavité cœlomatique, qui est un diverticule

du cœlome de somite céphalique correspondant et constitue par conséquent avec celui-ci une seule et même formation.

La notion claire et précise de ces rapports, sur lesquels nous reviendrons dans le chapitre qui traite des nerfs craniens, jette un grand jour sur l'histoire ancestrale de la tête des Vertébrés, que Gœthe et Oken ont esquissée jadis dans leur *théorie vertébrale du crâne*, par laquelle ils essayaient de démontrer que le squelette céphalique se compose d'une série de *vertèbres*. Cette théorie, basée essentiellement sur l'étude du squelette céphalique complètement développé des Mammifères, régna longtemps dans la science, jusqu'au moment où l'on étendit les recherches à la tête avec le cerveau, aux nerfs et à la région tout entière de l'intestin antérieur des Vertébrés inférieurs (Huxley, Gegenbaur); on reconnut qu'elle ne répondait pas aux faits. Les choses prirent alors une tournure toute différente; et, lorsque plus tard, grâce aux travaux de Balfour, Milnes Marshall et van Wyje, on put encore avoir recours aux faits ontogéniques, la question de la phylogénèse de la tête des Vertébrés entra dans une troisième phase.

C'est sur ce terrain que nous nous tenons aujourd'hui, et, bien que des résultats importants aient déjà été obtenus, cependant il reste beaucoup à faire pour arriver à une connaissance claire et complète des rapports primordiaux. Ce n'est plus seulement de l'analyse ontogénique et de l'analyse morphologique comparative du *squelette* que nous devons attendre une explication satisfaisante, mais plutôt de la connaissance de l'histoire ancestrale de toute une série d'organes, dont l'apparition remonte à une époque incomparablement plus reculée que celle du squelette, c'est-à-dire des *organes des sens*, du *cerveau* avec ses *nerfs* et de toute la région de l'*intestin antérieur* avec la *bouche* et les *fentes viscérales*. En un mot, la question de l'origine primitive du squelette céphalitique des Vertébrés est intimement liée à l'histoire ancestrale de ces organes. Cette voie détournée peut seule conduire à la solution du plus important de tous les problèmes dans le domaine tout entier de l'anatomie des Vertébrés : la connaissance de l'histoire ancestrale de la *tête*.

A — Crane

Les premières traces de cartilage qui apparaissent dans le tube cranien, au début encore entièrement membraneux, se montrent sous la forme de deux paires de lamelles, situées à la base du cerveau, de chaque côté de la corde dorsale. On les désigne sous les noms d'*éléments paracordaux* et de *trabécules* (fig. 54, *PE*, *Tr.*). Elles se réunissent bientôt pour constituer la *lame basilaire*, qui entoure en dessus et en dessous la corde et forme ainsi de bonne heure un plancher solide au cerveau. Les trabécules continuent à se prolonger en avant comme précédemment et circonscrivent un espace, auquel on peut donner le nom de fosse pituitaire primitive (fig. 54, *PR.*).

Celle-ci est complétée d'une manière variable suivant les groupes : tantôt les trabécules se soudent complètement sur la ligne médiane (fig. 54 A, *Tr*), tantôt la masse de tissu intermédiaire s'ossifie à partir de la muqueuse buccale (formation d'un *parasphénoïde*, fig. 55 B, *Ps*), tantôt enfin, par exemple chez certains *Reptiles* et chez tous les *Oiseaux*, les trabécules, par suite du développement excessif des yeux, sont de plus en plus comprimées latéralement, disparaissent en partie et sont remplacées par une cloison interorbitaire membrano-cartilagineuse (fig. 55 C, *Tr*, *IS*).

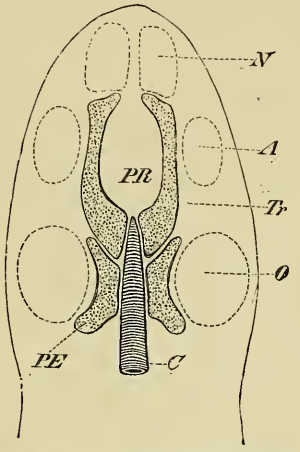


Fig. 54. — Première ébauche cartilagineuse du crâne. *C*, corde dorsale; *PE*, éléments paracordaux; *Tr*, trabécules; *PR*, espace pituitaire; *N*, *A*, *O*, les trois capsules sensorielles (organe olfactif, organe visuel, organe auditif).

Continuons à suivre les phénomènes évolutifs à partir de cet état, que nous devons considérer comme *primitif*, et en tenant compte de la possibilité de la soudure médiane des trabécules. La plaque cranienne basilaire cartilagineuse ainsi formée émet des prolongements, qui entrent en rapport avec les organes des sens supérieurs, surtout avec l'appareil olfactif et l'appareil auditif, et leur servent de soutien. C'est de la sorte que se différencient de bonne heure d'une manière caractéristique pour l'architecture du crâne une *région olfactive*, une *région orbitaire* et une *région auditive*.

Tandis que la première et la dernière de ces régions s'entourent de

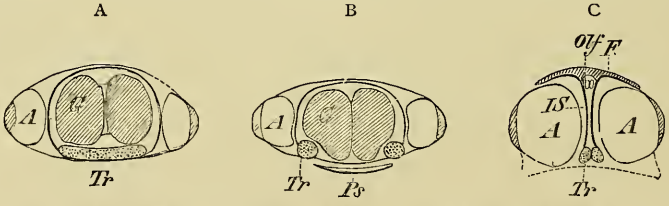


Fig. 55. — Coupes transversales schématiques de la tête en voie de développement. A, *Esturgeons*, *Sélaciens*, *Anoures* et *Mammifères*. B, *Urodèles*, *Crocodiliens* et *Ophidiens*. C, certains *Téléostéens*, *Sauriens* et *Oiseaux*.
Tr, trabécules; *G*, encéphale; *A*, yeux; *Ps*, parasphénoïde; *IS*, cloison interorbitaire; *F*, frontal; *Olf*, nerfs olfactifs.

plus en plus de tissu cartilagineux et, principalement chez les types supérieurs, s'enfoncent de plus en plus dans le squelette proprement dit de la tête, la plaque basilaire cartilagineuse, d'abord tout à fait horizontale, se relève sur ses bords et commence à envelopper le cerveau sur les côtés et finalement en dessus. Il peut se former ainsi une capsule cartilagineuse continue, comme celle que l'on observe par exemple pendant toute la vie chez les *Sélaciens*. Chez la plupart des Vertébrés le cartilage ne joue pas un aussi grand rôle ; il n'existe qu'à la base du crâne et dans

les capsules sensorielles. Le reste du crâne, principalement la voûte, passe directement de l'état fibro-membraneux à l'état osseux. On peut

Fig. 56.

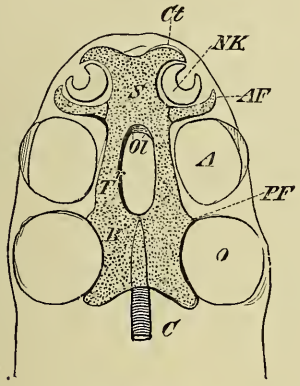


Fig. 57.

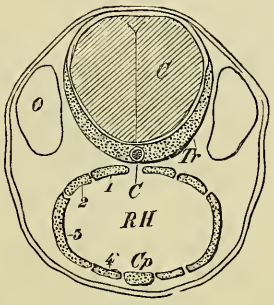


Fig. 56. — Deuxième stade du développement du crâne primordial. *C*, corde; *B*, plaque basilaire; *T*, trabécules, qui se sont réunies en avant pour former la cloison nasale (*S*); *Ct*, *AF*, leurs prolongements qui entourent l'organe olfactif (*NK*); *Ol*, trous olfactifs par lesquels passent les nerfs de l'odorat; *PF*, *AF*, apophyses post-orbitaire et antorbitaire des trabécules; *NK*, *A*, *O*, les trois capsules sensorielles.

Fig. 57. — Troisième stade du développement du crâne primordial. Coupe transversale schématique. *C*, corde; *Tr*, trabécules, qui entourent en dessous et latéralement l'encéphale (*G*); *O*, vésicule auditive; *RH*, pharynx entouré par le squelette viscéral; 1—4, éléments constitutifs des arcs viscéraux réunis sur la face ventrale en *Cp* (copule).

dire d'une manière générale que l'animal occupe une position d'autant plus élevée que les éléments cartilagineux ont disparu davantage et que la substance osseuse s'est davantage développée dans le crâne complètement formé.

B — Squelette viscéral

Les arcs viscéraux, qui apparaissent de très bonne heure et toujours à l'état de cartilage hyalin, entourent, comme nous l'avons vu, la première partie de l'intestin antérieur et sont situés dans l'épaisseur des parois de l'œsophage (fig. 58, *B*, *B*). Chez les animaux à respiration branchiale ils sont plus nombreux (jusqu'à 7); dans les types supérieurs (Amniotes) ils subissent toujours une réduction considérable et parfois affectent des connexions avec l'organe auditif.

L'arc antérieur, qui sert de support aux bords de la bouche et qui est innervé par le *nerf trijumeau*, se développe le premier; il est désigné sous le nom d'arc branchial faux, *oral* ou *mandibulaire*, par opposition aux arcs branchiaux vrais ou *post-oraux* (fig. 58, *M*).

Les épithètes de vrais et de faux ne s'appliquent qu'à la fonction physiologique de ces arcs; les arcs post-oraux sont en effet les seuls qui portent des branchies, et même parmi ces derniers l'antérieur, innervé par le *nerf facial*, n'est pas entièrement semblable aux autres: on lui donne le nom d'*arc hyoïdien* (fig. 58, *Hy*). Les autres, innervés par le *nerf glosso-pharyngien* et par le *nerf vague*, sont appelés *arcs bran-*

chiaux (*B*, *B*). Quoi qu'il en soit, tout porte à admettre que jadis tous les arcs du squelette viscéral ont dû porter des branchies.

D'abord simples et entiers, les arcs viscéraux peuvent plus tard se diviser en plusieurs pièces (jusqu'à 4) ; la pièce supérieure s'insinue au-dessous de la base du crâne ou de la colonne vertébrale, la pièce inférieure est située du côté ventral et se réunit sur la ligne médiane avec sa congénère par l'intermédiaire de la *copule* (basibranchial, fig. 57, 1 à 4 *Cp*), comme les côtes par l'intermédiaire du sternum.

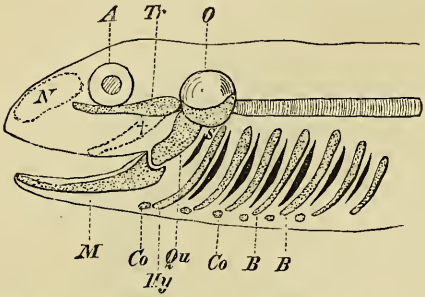


Fig. 58. — Schéma du développement du squelette viscéral. *N*, *A*, *O*, les trois capsules sensorielles; *Tr*, trabécule qui a quitté sa position oblique en bas (†) pour devenir horizontale; *M*, cartilage de Meckel; *Qu*, carré; *Hy*, arc hyoïdien; *B*, *B*, arcs branchiaux vrais, entre lesquels on voit les fentes branchiales; *S*, évent; *Co*, *Co*, copules.

Les deux arcs viscéraux antérieurs, l'arc mandibulaire et l'arc hyoïdien, se segmentent également. Le premier se divise en une pièce proximale, courte, l'*os carré* (*quadratum*), et en une pièce distale plus longue, le cartilage de Meckel (fig. 58, *Qu*, *M*). Le carré présente en avant un prolongement, le *palato-carré* ou *ptérygo-palatin*, qui s'unit avec la base du crâne et forme ainsi une sorte de mâchoire supérieure (fig. 60 A-C, *PQ*). Une deuxième pièce, qui se développe sur la partie

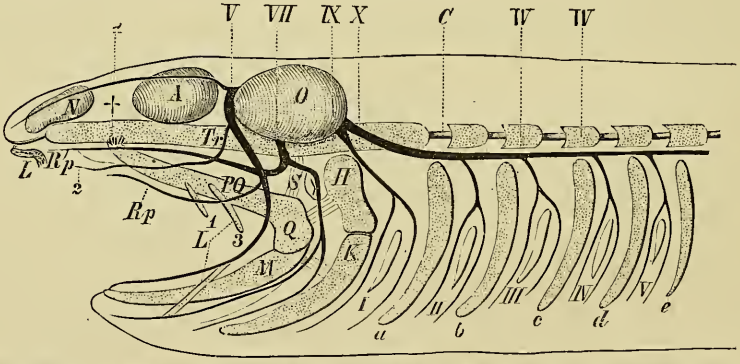


Fig. 59. — Distribution des nerfs craniens segmentaires dans la tête des Sélaciens. Dessin demi-schématique. *N*, *A*, *O*, les trois capsules sensorielles; *Tr*, trabécules; *Q*, carré; *PQ*, palato-carré, uni en † aux trabécules par du tissu conjonctif; *M*, mandibule; *L*, *L*¹, cartilages labiaux; *H*, hyomandibulaire; *K*, arc hyoïdien; *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, arcs branchiaux vrais, entre lesquels on voit les fentes branchiales (*I*—*V*); *S*, évent; *C*, corde dorsale; *W*, *W*, corps des vertèbres; *V*, nerf trijumeau; 1, 2, 3, ses trois branches principales; *Rp*, son rameau palatin; *VII*, nerf facial; *Rp*¹, son rameau palatin; *IX*, nerf glosso-pharyngien; *X*, nerf vague.

proximale du premier arc branchial (arc mandibulaire), porte le nom d'*hyomandibulaire*.

Le carré, qui sert de suspenseur à la mâchoire inférieure, tantôt reste séparé du crâne, avec lequel il est articulé, c'est-à-dire n'est uni avec lui que par du tissu conjonctif, tantôt se soude et fait corps avec lui.

L'arc hyoïdien, qui a toujours des connexions très étroites avec l'arc mandibulaire, et qui peut aussi concourir à former l'appareil suspenseur de celui-ci, se divise, comme les arcs branchiaux vrais, en une série de pièces (Poissons), désignées de haut en bas sous les noms de *symplec-*

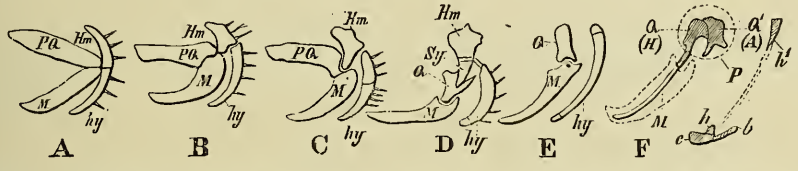


Fig. 60. — Appareil suspenseur des Vertébrés, en grande partie d'après GEGENBAUR. Dessin demi-schématique. A, *Notidanides*. B, les autres *Squales*. C, *Torpille*. D, *Poissons osseux*. E, *Amphibiens, Reptiles, Oiseaux*. F, *Mammifères*.

M, cartilage de Meckel ; *PQ*, palato-carré ; *Hm*, hyomandibulaire ; *hy*, arc hyoïdien au sens restreint ; *Sy*, symplectique ; *Q*, carré, qui chez les Mammifères se divise en *Q* et *Q*^{1} (marteau et enclume). Tous deux sont situés dans la caisse du tympan (*P*). *h*^{1}, apophyse styloïde unie par le ligament stylo-hyoïdien pointillé avec la petite corne de l'os hyoïde (*h*) ; *b*, grande corne, et *c*, corps de l'os hyoïde des Mammifères.

tique et d'*hyoïde* (fig. 60 A—D, *Hm*, *Sy*, *hy*). Du côté ventral, sur la ligne médiane, un *basihyal* fonctionne comme copule ; il peut s'ossifier et s'enfoncer dans la langue, où il constitue l'*os entoglosse*.

C — Os du squelette céphalique

On distingue deux sortes d'os génétiquement différents. Les uns se développent au milieu de la substance cartilagineuse, les autres à sa périphérie dans le périchondre ou même tout à fait indépendamment du cartilage en des points du crâne qui sont restés membraneux. Dans d'autres cas il n'y a pas formation d'os, mais seulement incrustation calcaire du cartilage (cartilage calcifié).

Les os qui se développent dans les parties membraneuses du squelette ou dans le périchondre doivent être considérés comme des *os dermiques*, et par conséquent ne sont pas autre chose, au point de vue génétique de même qu'au point de vue phylogénique, comme nous l'avons montré plus haut, que des formations dentaires. C'est de cette façon que se forment encore aujourd'hui chez les Poissons et les Amphibiens les os qui entourent la cavité de la bouche, et cela n'a rien de surprenant si l'on se rappelle que l'épithélium de la cavité buccale provient d'une invagination de la peau.

Ce mode primitif de développement des premiers os de la tête est le mode le plus ancien et en même temps le plus répandu chez les Vertébrés inférieurs (*Poissons*). Et, lorsque ces os sont produits par un dépôt de sels calcaires qui apparaît directement dans le tissu conjonctif (sans formations dentaires préalables), comme c'est le cas pour les os de la voûte du crâne chez tous les Vertébrés à partir des Amphibiens, c'est par suite d'une *abréviation* dans le développement.

Les os enchondraux, phylétiquement plus récents, ne commencent à apparaître que chez les Reptiles, tandis que chez les Amphibiens l'ossification périchondrale do-

mine encore à côté de ce mode primitif que nous venons de décrire. Il n'est pas rare que les os enchondraux et les os de recouvrement arrivent en contact et se soudent entre eux. Il peut ainsi arriver que, dans la suite des générations, un os de recouvrement remplace un os cartilagineux, que la formation du cartilage disparaisse complétement et que l'on n'en retrouve même aucune trace dans le développement individuel.

Voici les noms des principaux os du squelette céphalique groupés d'après la position qu'ils occupent :

I. — **Os de la cavité buccale** (les uns sont situés dans la cavité buccale, les autres la circonscrivent en dehors).

Os de recouvrement :

1. Parasphénoïde.
2. Vomer.
3. Prémaxillaire ou intermaxillaire.
4. Maxillaire.
5. Jugal.
6. Quadrato-jugal (en partie).
7. Dentaire.
8. Splénial.
9. Angulaire.
10. Sus-angulaire.
11. Coronoïde.
12. Palatin.
13. Ptérygoïde.

II. — **Os externes** (énumérés d'avant en arrière).

Os de recouvrement :

1. Prémaxillaire ou intermaxillaire.
2. Maxillaire (latéralement).
3. Nasal.
4. Lacrymal.
5. Frontal.
6. Préfrontal.
7. Postfrontal.
8. Postorbitaire.
9. Sus-orbitaire ou squamosal.
10. Pariétal.
11. Temporal ou squamosal.
12. Sus-occipital (en partie).

III. — **Os cartilagineux.**

Os cartilagineux :

1. Basi-occipital
2. Basi-sphénoïde
3. Présphénoïde

(1, 2, 3) Seulement chez les Amniotes (où ils forment la base du crâne).

4. Occipital latéral (sus-occipital en partie).
5. Prooticum, Épioticum et Opisthoticum, Sphénoticum et Ptéroticum (capsule auditive osseuse).
6. Orbito-sphénoïde
7. Alisphénoïde

(6, 7) qui se développent dans le voisinage des trabécules.

8. Ethmoïde avec le reste du squelette cartilagineux du nez (cloison, cornets, etc.).
9. Os carré.
10. Articulaire.
11. Squelette viscéral (en partie).

Poissons.

Le squelette céphalique présente dans les différents groupes une complexité si grande que, pour ne pas nous perdre dans les détails, nous devrons nous borner à en décrire les caractères généraux.

Avec le cerveau le crâne proprement dit fait défaut à l'Amphioxus, mais il existe un squelette branchial composé de nombreuses baguettes élastiques. Il ne peut être question ici d'aucun point de rapprochement direct avec le squelette céphalique d'aucun Vertébré. Il n'en est pas de même du crâne des Cyclostomes, car son ébauche primitive ne diffère pas essentiellement de celle que nous avons tracée plus haut à grands traits pour l'ensemble des Vertébrés. Plus tard, par suite du mode d'existence parasitaire de ces animaux, sa conformation présente des particularités si nombreuses, qu'il occupe une situation tout à fait à part. Ce qui le

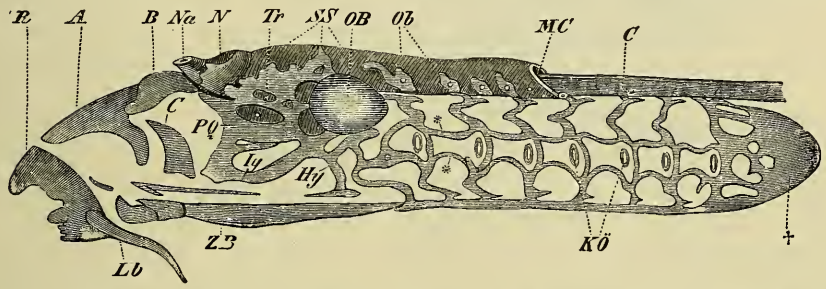


Fig. 61. — Squelette céphalique du *Petromyzon Planeri*. *Lb*, cartilage labial; *R*, cartilage annulaire de la bouche; *A*, *B*, *C*, trois autres pièces de la bouche; *ZB*, hyoïde; *Na*, orifice externe du sac nasal (*N*); *Tr*, trabécules; *PQ*, palato-carré; *Ig*, tige qui appartient encore au palato-carré; *SS*, tube cranien fibreux, qui est coupé en arrière en *MC* (canal médulaire); *OB*, vésicule auditive; *Ob*, arcs supérieurs; *KÖ*, trous branchiaux; †, cul-de-sac postérieur de la cage branchiale; **, tiges transversales de la cage branchiale; *C*, corde.

caractérise surtout, c'est l'*absence de mâchoires analogues à celle des autres Vertébrés*, et c'est pour cette raison que l'on a séparé ces Poissons, auxquels on a donné le nom de *Cyclostomes*, de tous les autres Vertébrés réunis dans un groupe unique, celui des *Gnathostomes*.

L'appareil maxillaire manifestement atrophié est remplacé chez la *Lamproie* adulte par un système de plaques cartilagineuses imbriquées. limitées en avant par un cartilage annulaire qui entoure l'orifice buccal (fig. 61). Ce dernier présente sur sa face interne un grand nombre de *dents cornées*, qui servent d'appareil de fixation. A ces particularités s'ajoute encore la présence d'un squelette branchial compliqué, situé tout à fait superficiellement, dans les téguments, et dont les différentes tiges ne sont pas, comme d'ordinaire, divisées en plusieurs pièces. Enfin il est encore à remarquer que le *sac nasal* fibro-cartilagineux, par suite du mode particulier d'alimentation de ces animaux qui sucent leur nourriture, est rejeté sur la face dorsale, où il s'ouvre (adaptation). Quant à son ébauche impaire voyez le chapitre relatif à l'organe de l'odorat.

Tandis que l'organe olfactif des *Lamproies* a la forme d'une fiole à col court, sans communication avec la cavité buccale, chez les *Myxinoïdes* il représente un long tube soutenu par des anneaux cartilagineux. Il se distingue en outre essentiellement de celui des Pétromyzontes *en ce qu'il communique avec la cavité de la bouche par un long canal naso-palatin.*

Le crâne des Sélaciens offre à tous égards les rapports les plus simples et les plus faciles à comprendre, de sorte qu'il fournit le meilleur point de départ pour étudier le squelette céphalique de tous les autres Vertébrés. Il représente une capsule membrano-cartilagineuse d'*une seule pièce*, tantôt soudée avec la colonne vertébrale (*Squalides*), tantôt articulée avec elle (*Raies* et *Chimères*).

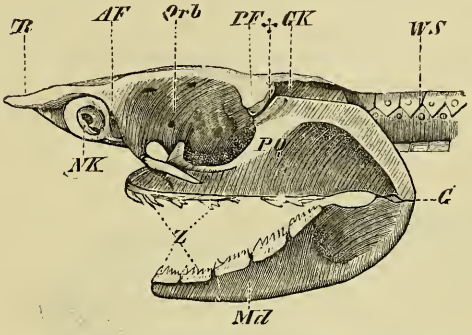


Fig. 62. — Crâne de l'*Heptanchus*. *WS*, colonne vertébrale; *GK*, capsule auditive; *PF*, apophyse post-orbitaire; *AF*, apophyse antorbitaire; *Orb*, orbite; *R*, rostre; *NK*, capsule nasale; †, articulation du palato-carré (*PQ*) avec le crâne; *G*, articulation de la mâchoire inférieure; *Md*, mandibule; *Z*, dents.

Nulle part il ne se développe encore de véritables os, mais le palato-carré ainsi que la mâchoire inférieure portent de nombreuses dents (fig. 62, *Z*).

Les *sacs olfactifs* sont situés latéralement et en dessous dans la *région nasale*, qui est souvent très prolongée en avant pour constituer un rostre. Celle-ci est séparée de la cavité cranienne par une *lame criblée fibreuse*. Derrière elle se trouve la *fosse orbitaire* profonde (fig. 62, *Orb*), à laquelle fait suite enfin la *région auditive* (*GK*) très étendue, dans laquelle on aperçoit par transparence les canaux demi-circulaires de l'appareil auditif.

Le palato-carré (*PQ*) n'est en général uni que par des ligaments au crâne ainsi qu'à l'*hyomandibulaire*, qui peut servir de suspenseur à tout l'appareil; mais chez les *Chimères* il est entièrement soudé avec lui (de là le nom d'*Holocéphales*). Sur le bord antérieur de l'hyomandibulaire se trouve une fente, ou *évent* (spiraculum), qui donne entrée dans la cavité buccale; dans le voisinage de celui-ci on peut apercevoir parfois les traces de la *branchie de l'évent* qui existait jadis et qui était située sur une lamelle cartilagineuse bordant en avant l'évent (*cartilage de l'évent* ou *spiraculaire*).

On observe, dans la série des Sélaciens, des indices d'un processus d'assimilation, dans la région occipitale, c'est-à-dire que l'on peut reconnaître que, dans certains cas, dans le cours du développement les premières vertèbres se fusionnent avec le crâne. On constate aussi le même phénomène de coalescence chez les *Ganoïdes*, les *Dipnoïques* et les *Téléostéens*. Cette partie du crâne, qui est une acquisition secondaire, a donc une signification morphologique distincte de celle du reste du crâne phylétiquement plus ancien et soumis à des lois évolutives toutes différentes (Gegenbaur).

Le squelette branchial, toujours très développé, présente de nombreuses modifications caractérisées par des segmentations secondaires et des fusions de différentes pièces. Sur le bord externe des arcs branchiaux se développent des *rayons cartilagineux* qui servent de soutien aux sacs

branchiaux. On les trouve aussi sur l'hyomandibulaire et sur l'hyoïde, où ils portent le nom de *rayons branchiostèges*.

Tandis que chez les *Sélaciens* les sacs branchiaux s'ouvrent directement au dehors, chez les *Chimères* (et aussi chez le *Chlamydoselache*) leurs orifices sont recouverts par un repli cutané, qui part du bord postérieur de l'hyomandibulaire. C'est là la première trace d'un *opercule*, que nous retrouverons chez les *Téléostéens* et chez les *Ganoïdes* et qui indique un degré supérieur de développement.

Parmi les Ganoïdes les formes chez lesquelles le crâne primordial hyalin, soudé avec la colonne vertébrale, persiste dans toute son étendue sont les plus inférieures. On leur donne le nom de *Ganoïdes cartilagineux*. De même que chez les Sélaciens, la cavité du crâne s'étend jusque dans

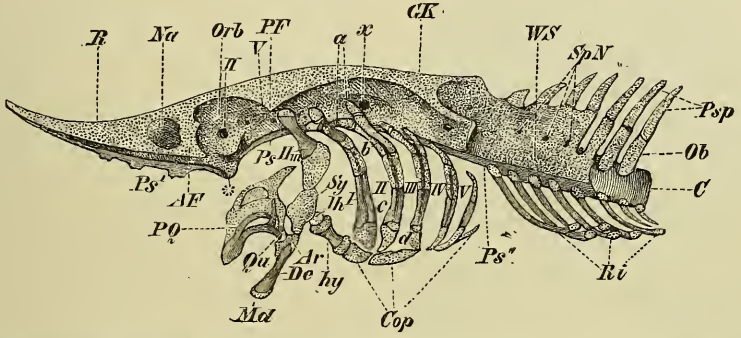


Fig. 63. — Squelette céphalique de l'*Esturgeon*, dont on a enlevé l'exosquelette. *WS*, colonne vertébrale; *SpN*, trous pour le passage des nerfs rachidiens; *Psp*, apophyses épineuses; *Ob*, arcs supérieurs; *C*, corde dorsale; *GK*, capsule auditive; *PF*, apophyse post-orbitaire, *AF*, apophyse antorbitaire; *Orb*, orbite; *II*, trou du nerf optique; *x*, trou du nerf vague; *Na*, cavité nasale; *R*, rostre; *, arête saillante à la base du crâne; *Ps*, *Ps'*, *Ps''*, parasphénoïde; *PQ*, palato-carré; *Qu*, carré; *Md*, mandibule; *De*, dentaire externe; *Ar*, articulaire; *Hm*, hyomandibulaire; *Sy*, symplectique; *Ih*, interhyal; *hy*, hyoïde; *I—V*, les cinq arcs branchiaux avec leurs éléments constitutifs, le pharyngo-branchial bifide (*a*), l'épibranchial (*b*), le cérato-branchial (*c*) et l'hypobranchial (*d*); *Cop*, copule du squelette viscéral; *Ri*, côtes.

la région ethmoïdale; mais elle est séparée de cette dernière par du *tissu cartilagineux* et non pas par du tissu fibreux. Le crâne est soudé avec la colonne vertébrale de façon à former avec elle une masse cartilagineuse continue, et en même temps le parasphénoïde, qui constitue la voûte de la cavité buccale, se prolonge assez loin en arrière au-dessous de la colonne vertébrale sous la forme d'une mince lamelle osseuse.

Bien que les Sélaciens et les Ganoïdes cartilagineux présentent essentiellement la même conformation du chondrocrâne, néanmoins ces derniers ont un degré d'organisation incomparablement plus élevé par suite de la présence de véritables *os*, qui sous forme d'écussons et de plaques à relief très variés recouvrent en grand nombre la surface du crâne, auquel ils constituent une sorte de cuirasse. On les trouve aussi en partie, comme nous l'avons indiqué plus haut, dans la région buccale et dans le squelette viscéral. Des formations osseuses apparaissent aussi dans l'*opercule*, qui ici est déjà plus apparent que chez les Chimères, mais c'est seulement chez les *Ganoïdes osseux* et chez les *Téléostéens*

qu'elles atteignent tout leur développement; elles forment une série de pièces, auxquelles on donne les noms d'*operculaire*, *préoperculaire*, *sous-operculaire* et d'*interoperculaire*.

Tout l'*appareil palato-mandibulaire*, qui n'est que très lâchement uni à la base du crâne par l'intermédiaire de l'hyomandibulaire et du symplectique ainsi que par les ligaments, a un aspect très rudimentaire (fig. 63, *Md*, *Sy*, *Hm*, *Qu*, *PQ*).

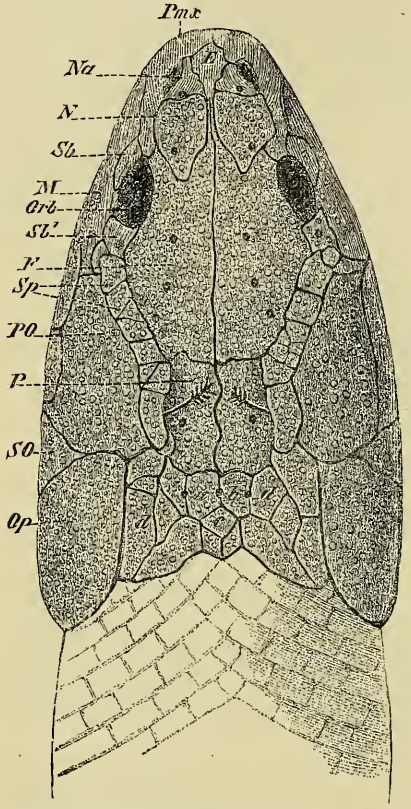


Fig. 64. — Crâne de *Polypterus bichir* vu par la face supérieure. *Pmx*, prémaxillaire; *Na*, orifice externe des fosses nasales; *N*, nasal; *Sb*, sous-orbitaire antérieur; *Sb'*, sous-orbitaire postérieur; *Orb*, orbite; *M*, maxillaire supérieur; *Sp*, spiraculaires; *PO*, préoperculaire (?); *SO*, sous-operculaire; *Op*, operculaire; *F*, frontal; *P*, pariétal; *a*, *b*, *c*, *d*, écussons osseux sus-occipitaux. Les deux flèches situées au-dessous des pièces spiraculaires indiquent l'orifice de l'évent à la surface du crâne.

Le squelette dermique, qui ici aussi est représenté par des formations dentaires ou par des écailles qui dérivent de ces dernières, prend chez les *Ganoïdes osseux* un très grand développement et forme à la surface du crâne une cuirasse composée de plusieurs pièces (fig. 64). Les formations osseuses ne sont pas limitées à la périphérie, mais elles se montrent aussi dans le squelette céphalique tout entier, par exemple dans les masses trabéculaires et dans la mâchoire inférieure, de sorte que le tissu cartilagineux est fortement réduit (1).

Le squelette branchial des Ganoïdes se compose de 4-5 arcs branchiaux plus ou moins ossifiés, qui diminuent de grandeur d'avant en arrière comme chez les Sélaciens, et qui, chez les Ganoïdes osseux, sont entièrement recouverts, sur la face interne tournée vers l'œsophage, de dents en brosse.

A une époque très reculée (*silurien*, *dévonien*, *carbonifère*) les *Ganoïdes osseux* représentaient seuls avec les *Sélaciens* toute la faune ichthyologique; ce n'est que beaucoup plus tard qu'apparurent les *Poissons osseux*, qui, comme le montre péremptoirement la comparaison avec l'*Amia*, dérivent d'eux. Ce n'est pas pour cette seule raison que les Ganoïdes osseux offrent un grand intérêt, mais aussi à cause de leur proche parenté avec les *Dipnoïques*, ainsi qu'avec les plus anciens *Amphibiens* du carbonifère et du trias, c'est-à-dire les *Ganocéphales*, les *Labyrinthodontes* et les *Stégocéphales*. Nous reviendrons plus loin sur ce sujet à propos des Amphibiens.

(1) L'*Amia* fait seul exception; chez lui le crâne primordial cartilagineux persiste dans toute son étendue.

Téléostéens. Ici nous rencontrons les différences les plus considérables, mais le crâne dans ses traits fondamentaux peut toujours être ramené à celui des Ganoïdes osseux. D'autre part nous ne trouvons aucun point de rapprochement avec les *Amphibiens*, et nous devons considérer le groupe tout entier des Poissons osseux comme une *branche latérale de l'arbre généalogique des Vertébrés*.

Le *crâne primordial cartilagineux* persiste chez la plupart des Téléostéens dans une étendue assez considérable ; la cavité cranienne s'étend, comme dans tous les crânes que nous avons décrits jusqu'ici, sous la forme d'un tube cartilagineux entre les yeux jusque dans la région ethmoïdale, ou est étranglée entre les deux globes oculaires et atrophiée (fig. 55 C).

Le *palato-carré* se différencie et donne naissance à toute une série de plaques cartilagineuses, qu'on désigne sous les noms de *carré*, *métaptérygoïde*, *mésoptérygoïde*, *ptérygoïde* et *palatin*. Dans la région occipitale et dans la région auditive, ainsi qu'à la voûte du crâne, se développent de nombreux os, que nous ne pouvons décrire ici et pour lesquels nous renverrons aux figures 65 et 66 A, B.

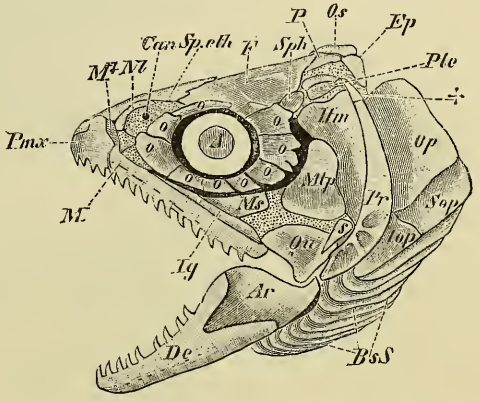


Fig. 65. — Squelette céphalique de la *Truite*. *Ep*, épioticum ; *Pt*, pteroticum ; *Sph*, sphenoticum ; *Os*, occipital supérieur (sus-occipital) ; *P*, pariétal ; *F*, frontal ; *Sp.eth*, sus-ethmoïde ; *Can*, orifice du canal du nerf de l'odorat ; *Nl*, nasal ; *Pmx*, prémaxillaire ; *M*, *M*¹, maxillaire supérieur ; *Ig*, jugal ; *Ms*, mésoptérygoïde ; *Mtp*, métaptérygoïde ; *o*, *o*, *o*, anneau orbitaire ; *Hm*, hyomandibulaire ; *s*, symplectique ; *Qu*, carré ; *Pr*, préoperculaire ; *Iop*, interoperculaire ; *Sop*, sous-operculaire ; *Op*, operculaire ; *BsS*, rayons branchiostèges ; *Ar*, articulaire ; *De*, dentaire ; *A*, œil.

Nous signalerons la présence chez beaucoup de Téléostéens d'un canal situé dans l'axe longitudinal de la base du crâne, qui renferme les muscles de l'œil et qui s'ouvre de chaque côté, en avant de la capsule auditive.

Tous les os qui circonscrivent la cavité buccale, tels que le *vomer*, le *parasphénoïde*, le *prémaxillaire* (dont la présence et le développement sont très variables) et le *maxillaire* peuvent porter des dents.

Les *organes de l'odorat* représentent, comme chez tous les Poissons, de simples fossettes creusées dans le cartilage ethmoïdal et ordinairement sans perforation du côté du palais.

Outre l'arc palato-carré mentionné plus haut, le crâne proprement dit présente encore d'autres dépendances osseuses. Ce sont des os dermiques qui se développent autour de l'œil (anneau orbitaire, fig. 65, *o*, *o*, *o*) et dans l'opercule (os operculaires, *Pr*, *Op*, *Sop*, *Jop*). Un grand nombre de *rayons branchiostèges* se forment dans l'épaisseur de la membrane operculaire. L'opercule est en rapport, en avant, avec une chaîne osseuse

composée de trois pièces, l'*hyomandibulaire*, le *symplectique* et le *carré*, qui sert d'appareil suspenseur pour la mâchoire inférieure (fig. 65, *Hm*, *s*, *Qu*). Ce dernier est formé par le cartilage de Meckel et par plusieurs

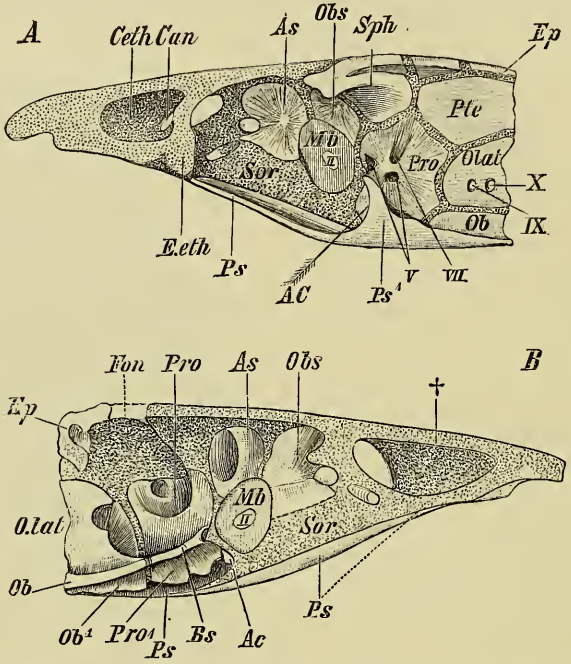


Fig. 66. — Squelette céphalique de la *Truite* grossi : A, vu latéralement après avoir été débarrassé de tous les os dermiques des appareils maxillaire, suspenseur, ptérygoïde et operculaire ; B, la même préparation coupée sur la ligne médiane et vue par la face interne.

Ceth, cavité ethmoïdale ; *Can*, canal olfactif ; *E.eth*, ethmoïde latéral ; *Sor*, cloison interorbitaire ; *Ac*, canal des muscles de l'œil ; *II*, trou optique, situé dans une membrane *Mb* ; *As*, alisphénoïde ; *Obs*, orbito-sphénoïde ; *Sph*, sphénoticum ; *Pro*, *Pro*¹, prooticum ; *Pte*, ptéroticum ; *Ep*, épioticum ; *Ps*, parasphénoïde ; *Ps*¹, apophyse de cet os, qui entoure latéralement la capsule auditive et qui contribue à former le canal des muscles de l'œil ; *Ob*, *Ob*¹, occipital basilaire ; *O.lat*, occipital latéral ; *Fon*, fontanelle ; *V*, *VII*, *IX*, *X*, trous qui livrent passage au trijumeau, au facial, au glosso-pharyngien et au vague.

autres pièces osseuses, dont la plus grande est désignée sous le nom de *dentaire* (*De*) ; les autres sont appelées *articulaire* (*Ar*), *angulaire* et *coronoïde*. Ces deux dernières peuvent faire défaut.

Dipnoïques.

Ce groupe, par la conformation du crâne, occupe une place intermédiaire entre les *Chimères*, les *Ganoïdes* et les *Téléostéens* d'un côté et les *Amphibiens* de l'autre. En outre il présente des particularités qui ne permettent de le rapprocher directement ni des uns ni des autres. Dans tous les cas les Dipnoïques remontent à une époque très reculée, car on les trouve déjà dans le *trias* et dans le *carbonifère* ; ils ont même très probablement existé déjà pendant la période *dévonienne*.

Le *crâne primordial cartilagineux* persiste dans toute son étendue

(*Ceratodus*) ou au moins dans une étendue très considérable (*Protopterus* (1), *Lepidosiren*). Les os périchondraux ne sont pas à beaucoup près aussi nombreux que chez les Ganoïdes.

La cavité du crâne s'étend entre les deux orbites, jusque dans la région ethmoïdale, où se trouve une *lame criblée* en grande partie cartilagineuse.

Le *cartilage carré*, recouvert en dehors par un squamosal (fig. 67, *Sq*), fait corps avec le chondrocrâne ; l'union des deux *palato-carrés*, qui

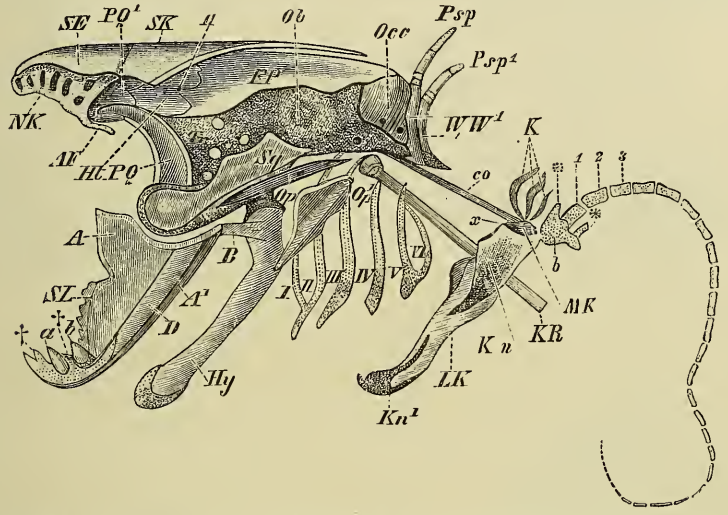


Fig. 67. — Squelette céphalique, ceinture scapulaire et membre antérieur du *Protopterus*. *W*, *W*¹, corps des vertèbres fusionnés avec le squelette céphalique ; *Psp*, *Psp*¹, leurs apophyses épineuses ; *Occ*, sus-occipital avec les trous pour le passage de l'hypoglosse ; *Ob*, vésicule auditive ; *Tr*, trabécules avec les trous pour le passage du trijumeau et du facial ; *FP*, fronto-pariétal ; *Ht*, fontanelle membraneuse, présentant un trou pour le nerf optique (*II*) ; *SK*, os tendineux ; *SE*, sus-ethmoïde ; *NK*, capsule nasale cartilagineuse ; *AF*, apophyse antorbitaire (le cartilage labial, qui a la même position et la même direction, n'a pas été représenté) ; *PQ*, palato-carré, qui en *PQ*¹ se réunit avec celui du côté opposé ; *Sq*, squamosal recouvrant le carré ; *AA*, articulaire réuni par un ligament fibreux (*B*) avec l'hyoïde (*Hy*) ; *D*, dentaire externe ; ††, portion libre du cartilage de Meckel présentant des saillies ; *SL*, bande d'émail ; *a*, *b*, deux dents ; *Op*, *Op*¹, os operculaires rudimentaires ; *I* — *VI*, les six arcs branchiaux ; *KR*, côte céphalique ; *LK*, *MK*, lamelles osseuses latérale et médiane engainant le cartilage scapulaire (*Kn*, *Kn*¹) ; *co*, ligament fibreux qui réunit l'extrémité supérieure de l'épaule au crâne ; *x*, tête articulaire de la ceinture scapulaire qui s'articule avec le segment basilaire (*b*) du membre ; **, rayons latéraux rudimentaires (type bisérié) ; 1, 2, 3, les trois segments suivants du membre.

s'accolent en avant, au-dessous de la base cranienne, avec le crâne est aussi très intime (fig. 67, *PQ*).

Les capsules nasales, constituées par du cartilage hyalin et percées de nombreuses fentes, sont situées de chaque côté de la pointe du museau (*NK*). *La cavité nasale présente, en arrière, des ouvertures percées dans le palais ; c'est là une disposition qui caractérise tous les Vertébrés à partir des Dipnoïques.*

La région occipitale du crâne, avec laquelle se fusionnent, comme

(1) Dans ce cas les fontanelles sont recouvertes en haut par les *fronto-pariétaux* et en bas par le *parasphénoïde*.

nous l'avons indiqué, les premières vertèbres (*W*, *W*[1]), est entièrement soudée avec la colonne vertébrale.

Les dents revêtues d'émail sont comparables à des lames tranchantes.

L'*opercule* et les *rayons branchiostèges* sont à peine développés, et les 5 (*Ceratodus*) à 6 (*Protopterus*) arcs branchiaux cartilagineux sont aussi très rudimentaires.

La mâchoire inférieure, très forte, se compose d'un *articulaire*, d'un *dentaire* et d'un *angulaire*. En avant du dentaire le *cartilage de Meckel* est visible sur une certaine étendue (fig. 67).

Il y aurait un grand intérêt à connaître le développement de la *tête des Dipnoïques;* cela nous permettrait d'éclairer bien des points qui nous paraissent jusqu'ici énigmatiques, par exemple d'établir la signification des côtes céphaliques (fig. 67, *KR*).

Amphibiens.

Urodèles. Le squelette céphalique des Amphibiens Urodèles se distingue principalement de celui des Poissons par des caractères négatifs: en premier lieu par le moindre développement des parties cartilagineuses, en second lieu par le nombre moins considérable des os. Bref partout la conformation est bien plus simple. Cela est surtout vrai pendant la phase larvaire (fig. 68), dans laquelle le crâne cartilagineux joue encore un très grand rôle et où la division, que nous avons établie plus haut dans le crâne des Vertébrés en général, en *région auditive*, *région nasale* et *région orbitaire* apparaît de la manière la plus manifeste. Les capsules auditives (*OB*), réunies sur la ligne médiane en dessus et en dessous par deux commissures cartilagineuses (sus-occipitale et basi-occipitale, fig. 68-70, *Osp* et *Bp*) plus tard ossifiées (plusieurs centres d'ossification), présentent une particularité très importante, que nous n'avons pas rencontrée chez les Poissons; elles sont percées d'une ouverture dirigée en bas et en dehors, la *fenêtre ovale* (fig. 68 et 69, *Fov*), fermée par une plaque cartilagineuse, l'*étrier* (*St*). Nous aurons à y revenir quand nous traiterons de l'anatomie de l'organe auditif. Les canaux demi-circulaires sont souvent très saillants extérieurement.

Sur la circonférence inférieure du trou occipital se développent, chez *tous les Amphibiens* sans exception, *deux condyles*, qui s'articulent avec la première vertèbre (fig. 68-70, *Cocc*).

Les grandes capsules nasales, composées en grande partie de cartilage (fig. 68, *Na*), sont réunies aux capsules auditives par les trabécules minces (*Tr*), qui forment les parties latérales du crâne, et qui laissent entre elles un grand espace fermé en dessus par le *frontal* et le *pariétal* (fig. 69, *F*, *P*) et en dessous par le *parasphénoïde* garni parfois de dents en brosse (fig. 68 et 70, *Ps*). En avant de celui-ci est situé le vomer (*Vo*) qui entoure les orifices postérieurs des fosses nasales et qui, chez l'animal adulte, est soudé avec le *palatin* mince et grêle accolé à la face inférieure du parasphénoïde (fig. 70, *Vop*). Ce sont là des rapports qui ne se sont

établis que secondairement, car chez la larve il existe encore un arc *palato-carré* ou *ptérygo-palatin* typique (fig. 68, *Pt*, *Ptc*, *Pl*). Mais ce

Fig. 68.

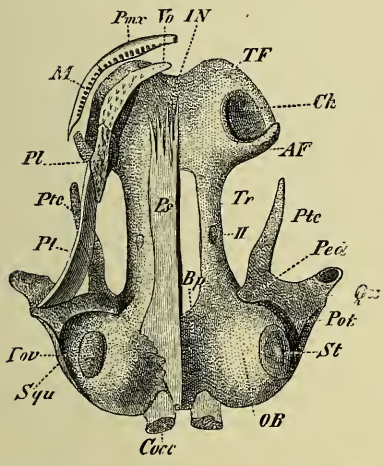


Fig. 69.

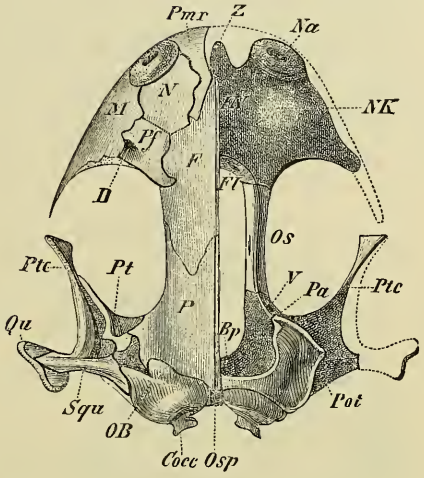


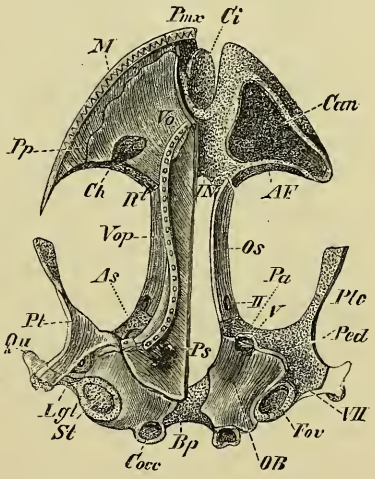
Fig. 68. — Crâne d'un jeune *Axolotl*. Face inférieure.

Fig. 69. — Crâne de *Salamandra atra* adulte. Face supérieure.

Fig. 70. — Crâne de *Salamandra atra* adulte. Face inférieure.

Tr, trabécules ; *OB*, vésicules anditives ; *Fov*, fenêtre ovale, qui d'un côté est fermée par l'étrier (*St*) ; *Lgt*. appareil ligamentaire entre ce dernier et le suspenseur de la mâchoire inférieure ; *Cocc*, condyles occipitaux ; *Bp*, lame basilaire cartilagineuse entre les deux vésicules auditives ; *Osp*, partie dorsale du cartilage occipital ; *IN*, lame internasale avec ses prolongements latéraux (*TF*, *AF*) qui limitent les arrière-narines ; *NK*, capsule nasale ; *Can*, cavité nasale ; *Na*, narines ; *Fl*, trou pour le passage des nerfs olfactifs ; *Z*, prolongement linguiforme de la lame internasale, qui forme le toit de la cavité nasale (*Ci*) ; *Qu*, carré ; *Ptc*, ptérygoïde cartilagineux ; *Pot*, *Pa* et *Ped*, apophyse otique, apophyse ascendante et pédicule du carré ; *Ps*, parasphénoïde ; *Pt*, ptérygoïde osseux ; *Vo*, vomer ; *Pl*, palatin *Pp*, apophyse palatine de ce dernier ; *Vop*, vomérop palatin ; *Pmx*, prémaxillaire ; *M*, maxillaire ; *Os*, orbitosphénoïde ; *As*, alisphénoïde ; *N*, nasal ; *Pf*, préfrontal, traversé en *D* par le canal lacrymal ; *F*, frontal ; *P*, pariétal ; *Squ*, squamosal ; *II*, trou du nerf optique ; *V*, trou du trijumeau ; *VII*, trou du facial ; *Rt*, point où le rameau nasal du trijumeau pénètre dans la capsule nasale.

Fig. 70.



dernier prend plus tard une direction toute différente, comme on peut s'en assurer en comparant les figures 68 et 70.

La *lame criblée* est tantôt cartilagineuse comme chez la *Salamandre*, tantôt membraneuse comme chez la plupart *des Salamandrines* (*Triton*). Dans d'autres cas encore (*Salamandrina perspicillata*, *Proteus*, etc.) la cavité cranienne est fermée en avant par les frontaux qui ont subi dans ce but certaines modifications.

En dehors du vomer est situé le *maxillaire supérieur* (fig. 68-70, *M*)

et en avant l'*intermaxillaire* (*Pmx*), qui renferme ordinairement dans son intérieur une cavité ou qui au moins concourt à la limiter. L'intermaxillaire remonte sur la face supérieure du crâne jusqu'à la rencontre du *nasal*, auquel fait suite en arrière le *préfrontal* (fig. 69, *N*, *Pf*).

L'*appareil suspenseur* de la mâchoire inférieure est incomparablement plus simple que chez les Poissons, comme le montre la figure schématique 60 E. L'*hyomandibulaire* et le *symplectique* paraissent ne plus se développer, même pendant la période embryonnaire (peut-être la tige de l'étrier correspond-elle à l'hyomandibulaire), et l'appareil suspenseur se compose seulement du *carré*, qui se soude secondairement au crâne et sur lequel se développe un os de recouvrement, le *squamosal* (fig. 68-70, *Qu*, *Squ*).

Pour le *squelette viscéral*, voyez plus loin.

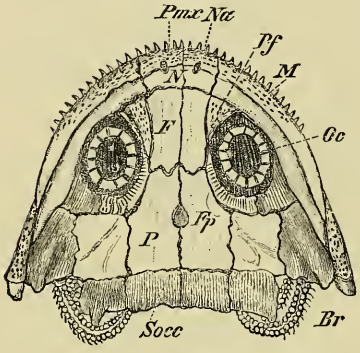


Fig. 71. — Crâne restauré de *Stégosaurien*, d'après FRITSCH. *Pmx*, prémaxillaire ; *M*, maxillaire supérieur ; *N*, nasal ; *Na*, narine ; *F*, frontal ; *Pf*, préfrontal ; *P*, pariétal ; *Fp*, trou pariétal ; *Socc*, sus-occipital ; *Br*, appareil branchial ; *Oc*, anneau osseux de la sclérotique.

Le crâne extrêmement rigide et solide des GYMNOPHIONES rappelle celui des Amphibiens fossiles du carbonifère. Il se rapproche aussi à plusieurs égards de celui des *Anoures* et présente un très grand intérêt principalement à cause de la structure très compliquée des capsules nasales (voy. l'organe olfactif).

Jadis le crâne des Urodèles, comme par exemple celui des *Labyrinthodontes* et des *Ganocéphales*, était recouvert par un nombre bien plus considérable de plaques osseuses et il existait généralement dans la suture interpariétale un trou en rapport avec la *glande pinéale* ou avec l'*œil pariétal*, semblable à celui que l'on observe chez les Lacertiliens actuels (fig. 71) (comp. le cerveau des Reptiles).

En dedans de l'orbite on trouve fréquemment un *anneau sclérotique* osseux, semblable à celui que possédait l'*Ichthyosaurus* et qui existe chez les *Oiseaux* et chez une partie des *Reptiles* actuels. Si l'on considère le grand nombre des os de la tête dans les genres éteints des Amphibiens (comme chez les Ganoïdes osseux) ainsi que leurs dimensions souvent colossales (il en est dont le crâne mesure jusqu'à trois et quatre pieds de long), on est forcé d'admettre que les Amphibiens actuels, comme nous l'avons déjà constaté pour les Reptiles, ne sont que les faibles rejetons d'un groupe autrefois très développé.

ANOURES. Le crâne des Anoures présente au premier abord une grande ressemblance avec celui des *Urodèles* actuels ; mais son développement est essentiellement différent et beaucoup plus compliqué et ne permet pas de le faire dériver directement de ce dernier, ce qui montre que la *forme ancestrale commune* doit être recherchée à une époque géologique très reculée.

Pendant la période larvaire l'animal possède une *bouche disposée pour sucer*, soutenue par des cartilages labiaux et munie de dents cornées ; ce qui est plus important, c'est la présence d'une *cavité tympanique* membrano-cartilagineuse, fermée en dehors par une *membrane du tympan*,

et communiquant en dedans avec la bouche par la *trompe d'Eustache* (voir l'organe auditif).

Le crâne tout entier des Anoures forme à l'état embryonnaire une *masse cartilagineuse continue*, sauf en certains points très limités de la face supérieure, et par suite, au début, toute la région ethmoïdale est cartilagineuse. Au point d'émergence des nerfs olfactifs il se développe une zone osseuse en forme de ceinture (*os en ceinture*, Cuvier), qui est caractéristique du crâne des Anoures. Les *Gymnophiones* présentent d'ailleurs une disposition semblable.

Dans le crâne complètement développé les os ne sont pas aussi nombreux que chez les *Urodèles*, car les *frontaux* et les *pariétaux* se soudent en général de chaque côté pour former une seule lame osseuse, le *fronto-pariétal*.

Les *branches de la mâchoire supérieure* s'étendent beaucoup plus en arrière que chez les *Urodèles* et sont unies au moyen d'une petite pièce intermédiaire (*quadrato-jugal*) à l'appareil suspenseur de la mâchoire inférieure (fig. 72, *Qjg*). Quant aux rapports des os qui limitent la cavité buccale nous renverrons à la figure 72.

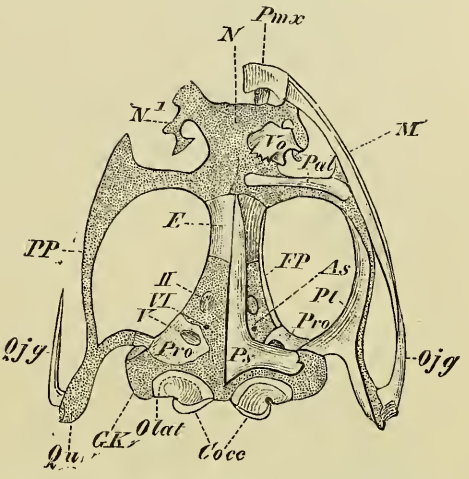


Fig. 72. — Face inférieure du crâne de *Rana esculenta*, d'après Ecker. Sur un des côtés les os dermiques ont été enlevés. *Cocc*, condyles occipitaux ; *Olat*, occipital latéral ; *GK*, capsule auditive ; *Qu*, carré ; *Qjg*, quadrato-jugal ; *Pro*, prooticum ; *Ps*, parasphénoïde ; *As*, alisphénoïde ; *Pt*, ptérygoïdien osseux ; *PP*, palato-carré ; *FP*, fronto-pariétal ; *E*, ethmoïde (os en ceinture) ; *Pal*, palatin ; *Vo*, vomer ; *M*, maxillaire supérieur ; *Pmx*, prémaxillaire ; *NN*¹, charpente cartilagineuse du nez ; *II*, *V*, *VI*, trous pour le passage du nerf optique, du trijumeau et du moteur oculaire externe.

L'appareil viscéral des Amphibiens subit, sauf à la mâchoire inférieure, des modifications nombreuses. Dans sa forme fondamentale, telle que nous l'observons chez la larve (fig. 73 A), il se compose de *cinq paires d'arcs*. La paire antérieure est constituée par l'*hyoïde* divisé en deux pièces (fig. 73 A, *HpH*, *KeH*), puis viennent en arrière *quatre arcs branchiaux vrais*, qui se divisent également chacun en deux pièces (*Kebr I*, *II*, *Epbr I*, *II*). Les deux derniers, beaucoup plus petits, ne sont formés que d'une seule pièce (*Epbr III*, *IV*). Toutes ces paires d'arcs sont réunies sur la ligne médiane par une copule simple ou formée de deux pièces (fig. 73 A, *Bbr I* et *Bbr II*). A la fin de la phase larvaire, c'est-à-dire à la fin de la période de respiration branchiale, les deux paires d'arcs postérieurs disparaissent complètement, et les antérieures changent de forme et de position et s'ossifient même plus ou moins (fig. 73 B, C).

Dans le genre *Spelerpes*, où il existe une langue protractile, la pièce latérale (dorsale) du premier arc branchial vrai, le premier épibranchial, se prolonge en un très

long filament cartilagineux, qui s'étend loin en arrière sous la peau du dos (Wiedersheim).

L'*appareil hyoïdien et branchial* subit chez les *Anoures* une atrophie considérable, et pas plus que pour les Urodèles il n'est possible de rien affirmer sur la persistance de l'*hyomandibulaire*. Il n'est d'ailleurs pas

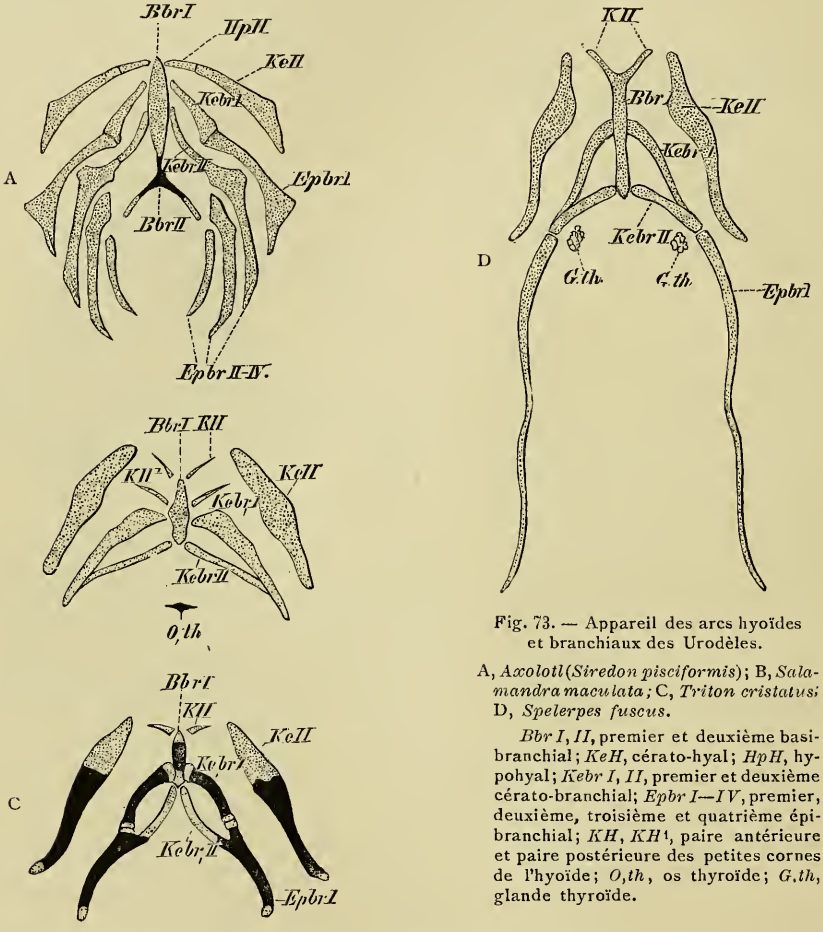


Fig. 73. — Appareil des arcs hyoïdes et branchiaux des Urodèles.

A, *Axolotl* (*Siredon pisciformis*); B, *Salamandra maculata*; C, *Triton cristatus*; D, *Spelerpes fuscus*.

Bbr I, II, premier et deuxième basibranchial; *KeH*, cérato-hyal; *HpH*, hypohyal; *Kebr I, II*, premier et deuxième cérato-branchial; *Epbr I—IV*, premier, deuxième, troisième et quatrième épibranchial; *KH*, *KH*^{1}, paire antérieure et paire postérieure des petites cornes de l'hyoïde; *O,th*, os thyroïde; *G.th*, glande thyroïde.

impossible, comme nous l'avons déjà indiqué, que la *columelle* ne corresponde à ce dernier. Une grande portion du système des arcs branchiaux disparaît, mais ses parties basilaires se fusionnent pour former une large plaque cartilagino-osseuse, située sur le plancher de la bouche. Les prolongements qu'elle présente correspondent en partie à l'*arc hyoïdien*, dont l'extrémité proximale se fixe en dehors sur la capsule auditive, en partie aux quatre arcs branchiaux. Pour les détails je renverrai à la figure 74.

Les *Stégocéphales* du carbonifère possédaient déjà le même nombre

d'arcs branchiaux que les larves des Urodèles actuels, et il est intéressant de pouvoir démontrer que ces animaux subissaient déjà une métamorphose, c'est-à-dire qu'ils arrivaient à acquérir des poumons. Tel est le cas, par exemple, pour le *Branchiosaurus*. Ce n'est qu'après sa métamorphose que se développait complètement la cuirasse dermique caractéristique, qui était à peine ébauchée chez la larve (Credner).

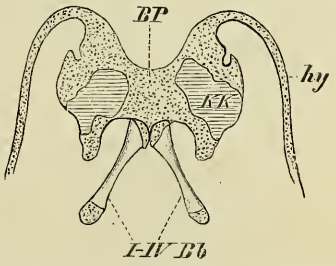


Fig. 74. — Appareil des arcs hyoïde et branchiaux du *Bombinator igneus*. *BP*, plaque basilaire avec du cartilage calcifié *KK*; *hy*, hyoïde; *I—IV Bb*, premier à quatrième arc branchial.

Reptiles.

Autant les rapports de parenté sont étroits entre le crâne des *Reptiles* et celui des *Oiseaux*, autant est profond l'abîme qui le sépare de celui des *Amphibiens* et des *Mammifères*.

Le crâne primordial cartilagineux, sauf dans la région naso-ethmoïdale, est presque entièrement refoulé et remplacé par de la substance osseuse qui se développe dans toute l'étendue du squelette céphalique. Chez les *Sauriens* seuls (principalement chez l'*Hatteria*) il persiste parfois encore dans une assez grande étendue. Bref, le caractère du squelette céphalique des Reptiles, c'est d'être osseux, solide, souvent même presque éburnéen.

La cavité crânienne s'étend chez les *Ophidiens* et les *Amphisbènes* en avant, entre les orbites, jusque dans la région ethmoïdale; chez les *Lacertiliens*, les *Chéloniens* et les *Crocodiliens*, qui possèdent une *cloison interorbitaire* membrano-cartilagineuse, traversée par les nerfs olfactifs, elle s'arrête très en arrière. (Voir le chapitre relatif au crâne des Téléostéens.)

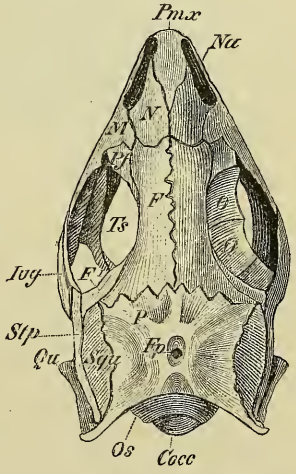


Fig. 75. — Crâne de *Lacerta agilis*

Le *parasphénoïde*, os de recouvrement situé sur la voûte de la cavité buccale, qui joue un si grand rôle chez les *Poissons* et les *Amphibiens*, commence à disparaître. A sa place se montre dans la base du crâne une série d'os préformés à l'état de cartilage, auxquels on donne d'arrière en avant les noms de *basi-occipital*, *basi-sphénoïde* et *présphénoïde*. Tandis que l'articulation du crâne avec la colonne vertébrale a lieu à l'aide de deux condyles chez les Amphibiens, ici il n'existe qu'*un seul* condyle formé d'ailleurs de trois parties.

A la voûte du crâne il se développe, comme chez les *Téléostéens*, des os nombreux, mais par contre les masses trabéculaires (*alisphénoïde*, *orbito-sphénoïde*) ne jouent plus qu'un rôle tout à fait secondaire après la

période embryonnaire et sont même remplacées en partie, comme chez les *Serpents*, par des prolongements verticaux inférieurs des frontaux et des pariétaux.

A l'état adulte les pariétaux ne sont pairs que chez les *Tortues ;* chez tous les autres Reptiles il n'en existe qu'un seul (1). Le *trou pariétal*, dont nous avons parlé à propos du crâne des Amphibiens fossiles, se retrouve aussi chez de nombreux *Sauriens*, par exemple chez les *Lacerta* et *Anguis* (fig. 57, *Fps*).

Quant aux rapports topographiques des différents os entre eux, je

Fig. 76.

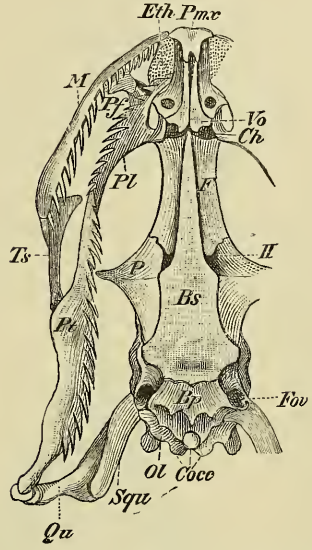


Fig. 77.

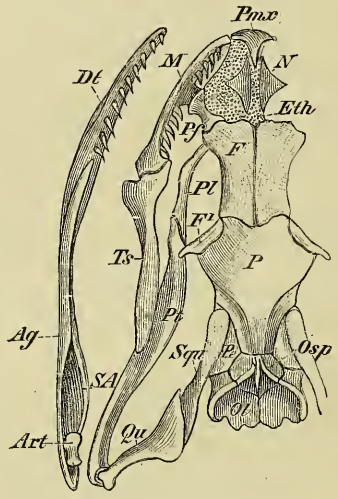


Fig. 76. — Face inférieure du crâne du *Tropidonotus natrix*.

Fig. 77. — Face supérieure du crâne du *Tropidonotus natrix*. *Cocc*, condyle occipital ; *Os* et *Osp*, occipital supérieur ; *Ol*, occipital latéral ; *Fov*, fenêtre ovale ; *Pe*, pétreux ; *P*, pariétal ; *Fp*, trou pariétal ; *F*, frontal ; *F'*, post-orbital ; *Pf*, préfrontal ; *Eth*, ethmoïde ; *N*, nasal ; *Pmx*, prémaxillaire ; *M*, maxillaire supérieur ; *O*, *O*, anneau orbitaire osseux (figuré sur un côté seulement) ; *Bp*, basi-occipital ; *Bs*, basi-sphénoïde ; *Ch*, arrière-narines ; *Vo*, vomer ; *Pl*, palatin ; *Pt*, ptérygoïde ; *Ts*, os transverse ; *Qu*, carré ; *Squ*, squamosal ; *Stp*, temporal supérieur ; *Iug*, jugal ; *Art*, articulaire ; *Ag*, angulaire ; *SA*, sus-angulaire ; *Dt*, dentaire ; *II*, trou du nerf optique.

renverrai aux figures 75 à 78. On y retrouvera le même plan fondamental que nous ont montré les Urodèles. Quelques os nouveaux sont venus s'y surajouter. Ce sont le *postorbitaire* (2), le *lacrymal*, une mince baguette osseuse, la *columelle* (épiptérygoïde) (3) qui unit le *pariétal* au *ptérygoïde* et enfin l'*os transverse*, qui sert en quelque sorte d'arc-boutant entre le *maxillaire supérieur* et le *ptérygoïde* (fig. 75-79, *Ts*).

(1) Il en est aussi de même des *frontaux* de plusieurs *Sauriens* et de tous les *Crocodiles*. Le *prémaxillaire* est le plus souvent impair.

(2) A remarquer aussi la présence autour de l'orbite d'un *anneau osseux* semblable à celui des formes d'Amphibiens fossiles (fig. 75, *O*, *O*).

(3) Qu'il ne faut pas confondre avec la columelle de l'oreille.

La capsule auditive présente ici aussi plusieurs points d'ossification. Outre la *fenêtre ovale*, il existe aussi une *fenêtre ronde*, et la *cavité tympanique* communique dans la règle avec le *pharynx* par une *trompe d'Eustache*. La chaîne des osselets de l'ouïe est représentée par la *columelle* (columella auris), dont la portion distale provient de l'extrémité supérieure du premier arc branchial mandibulaire *(hyomandibulaire)*.

L'*appareil suspenseur* de la mâchoire inférieure se compose uniquement du *carré*, qui, tantôt n'est que lâchement uni au crâne *(Ophidiens* (1), *Lacertiliens)*, tantôt au contraire y est solidement fixé (*Hatteria*, *Chéloniens*, *Caméléons*, *Crocodiliens)*.

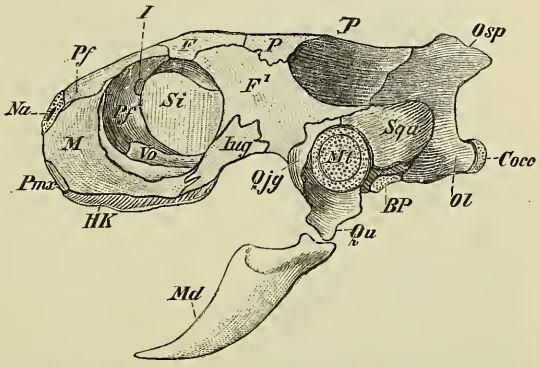


Fig. 78. — Crâne d'un jeune *Emys europaea* vu de côté; *Cocc*, condyles occipitaux; *Ol*, occipital latéral; *Osp*, occipital supérieur qui forme ici une crête; *P*, pariétal; *F*, frontal; *F'*, postfrontal; *Pf*, préfrontal qui contribue pour une grande part à limiter en avant la cavité de l'orbite; *I*, orifice par lequel le nerf olfactif pénètre dans la cavité nasale; *Si*, cloison interorbitaire; *Na*, narine; *M*, maxillaire supérieur; *Pmx*, prémaxillaire; *HK*, gaine cornée; *Vo*, vomer; *Jug*, jugal; *Qjg*, quadrato-jugal; *Qu*, carré; *Mt*, membrane du tympan; *Squ*, squamosal; *Bp*, suture cartilagineuse entre le basi-occipital et le basi-sphénoïde; *Md*, mandibule.

Les *dents* sont très développées, et, comme chez les Amphibiens, il peut en exister non seulement sur les os maxillaires proprement dits, mais aussi sur les *palatins* et les *ptérygoïdes* (fig.76, *Pl*, *Pt*). On ne retrouve plus chez les Reptiles de dents sphénoïdales en brosse. Les *Chéloniens* sont entièrement dépourvus de dents; leurs os maxillaires sont entourés sur leur bord libre d'un étui corné.

L'*Hatteria*, seul de tous les Reptiles actuels, possède un vomer denté, mais avec une seule dent de chaque côté. Ce fait indique la haute antiquité de cet animal; comme du reste l'ensemble de la conformation du squelette (G. Baur).

L'*arc ptérygo-palatin* est bien développé chez tous les Reptiles. Chez les *Ophidiens* et les *Lacertiliens* il est plus ou moins écarté de la base du crâne et mobile; chez les *Chéloniens*, et encore plus chez les *Crocodiliens*, il est situé de telle sorte à la base du crâne, *qu'il est en contact partiellement ou même en totalité avec son congénère sur la ligne médiane*. Et comme les apophyses palatines des maxillaires supérieurs (fig. 79, *M*) s'élargissent et viennent se rencontrer sur la ligne médiane ou viennent à la rencontre des *palatins* (*Pl*), il se forme ainsi pour la première fois

(1) Chez les *Serpents* le carré n'est qu'indirectement uni au crâne, c'est-à-dire par l'intermédiaire du *squamosal* (fig. 76 et 77, *Squ*, *Qu*). Il est situé très en arrière, et par suite aussi l'articulation de la mandibule est également reportée très en arrière, de sorte que la fente buccale des Serpents présente une largeur excessive.

dans le crâne des Vertébrés *une seconde voûte, distincte de la base proprement dite, sphénoïdale du crâne, et la séparant de la cavité buccale.* L'espace situé entre cette voûte et la base du crâne prolonge en arrière la cavité nasale, qui se différencie ainsi plus nettement de la bouche et dont les orifices postérieurs par suite deviennent, pour ainsi dire, de longs tubes, qui s'ouvrent très en arrière dans la région basi-occipitale (comp. fig. 72, 83 et 84).

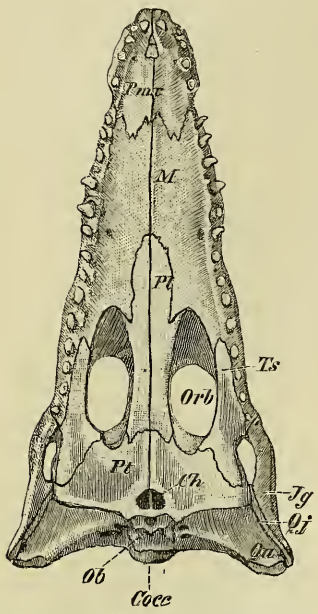


Fig. 79. — Crâne d'un jeune *Crocodile*. Face inférieure. *Cocc*, condyles occipitaux ; *Ob*, occipital basilaire ; *Ch*, arrière-narines ; *Pt*, ptérygoïde ; *Orb*, orbite ; *Pl*, palatin ; *M*, apophyse palatine du maxillaire supérieur ; *Pmx*, prémaxillaire ; *Ts*, os transverse ; *Jg*, jugal ; *Qj*, quadrato-jugal ; *Qu*, carré.

Chez les *Crocodiliens*, les orifices postérieurs des fosses nasales sont entourés par les *ptérygoïdes ;* chez les *Chéloniens* ils sont encore situés en avant d'eux, au point de rencontre du *vomer* et du *palatin*. Dans ce dernier cas les ptérygoïdes ne prennent pas encore part à la formation du canal naso-pharyngien. Il en est de même pour les ancêtres fossiles des Crocodiliens, les *Belodon* et *Teleosaurus*.

Dans le *maxillaire inférieur* se développe toute une série d'os, dentaire, angulaire, sus-angulaire, articulaire, etc. (fig. 77, *Dt*, *Ay*, *SA*, *Art*).

L'*appareil branchial* ne joue aucun rôle important chez les Reptiles, et cela se conçoit, puisqu'à aucune phase de leur développement ces animaux ne respirent par des branchies. Il s'atrophie souvent au point qu'il n'en reste plus que des traces infimes ; c'est ainsi, par exemple, que chez les *Serpents* l'*hyoïde* seul persiste et encore pas toujours. Chez les *Tortues* il subsiste en outre une copule ainsi que le premier arc branchial (fig. 80).

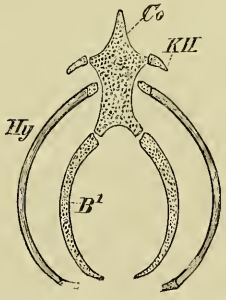


Fig. 80. — Appareil des arcs branchiaux de l'*Emys europaea*. *Co*, copule avec de petites cornes (*KH*) ; *Hy*, arc hyoïdien ; *B*^{1}, premier arc branchial.

Oiseaux.

Comme nous l'avons montré plus haut, le crâne des Oiseaux a des rapports très étroits avec celui des *Reptiles*, particulièrement avec celui des *Lacertiliens ;* néanmoins il existe entre les deux certaines différences qui méritent d'être spécialement indiquées.

Avant tout la capsule crânienne présente un volume plus considérable, ce qui est en rapport avec le degré supérieur de développement du cerveau. Les os qui, à l'opposé de ceux des Reptiles, sont minces et

ont une structure spongieuse (pneumaticité) ont une tendance à former, par suite de la disparition des sutures, une masse osseuse continue (fig. 81 A, C) (1).

Le *condyle occipital* n'est plus situé à la face postérieure du crâne,

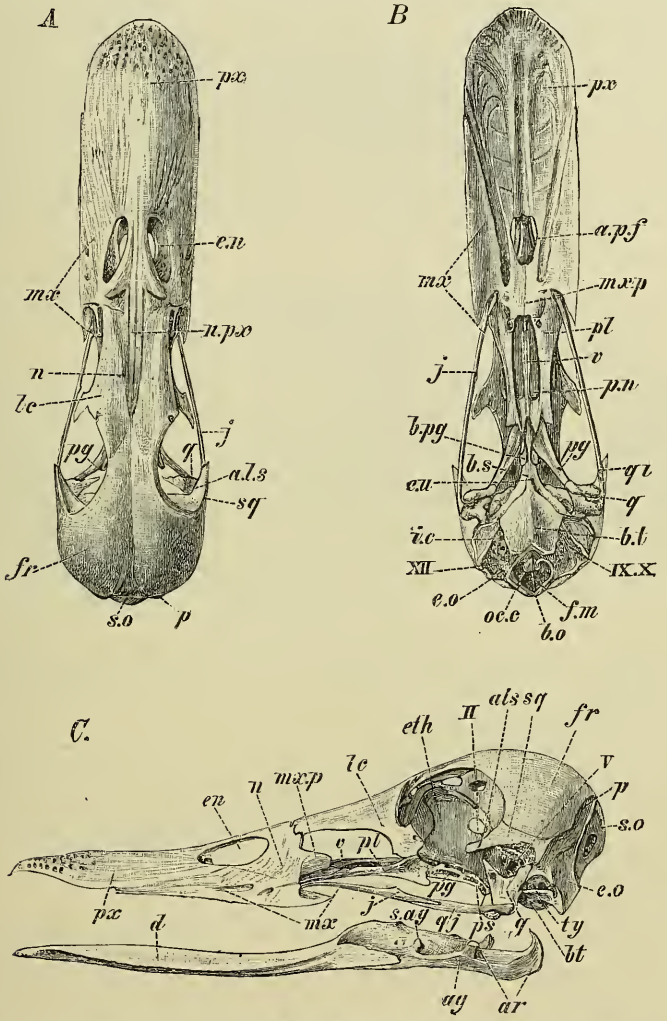


Fig. 81. — Squelette céphalique du *Canard*. A, face supérieure; B, face inférieure; C, face latérale (d'après une préparation de W. K. Parker).

als, alisphénoïde; *ag*, angulaire; *ar*, articulaire; *a.p.f*, trou palatin antérieur; *b.t*, basi-temporal; *b.o*, basi-occipital; *b.pg*, basi-ptérygoïde; *b.s*, basi-sphénoïde; *d*, dentaire; *e.n*, narine; *eth*, ethmoïde; *e.o* exoccipital; *e.u*, orifice de la trompe d'Eustache; *fr*, frontal; *f.m*, trou occipital; *i.c*, trou pour la carotide interne; *j*, jugal; *lc*, lacrymal; *mxp*, apophyse palatine du maxillaire supérieur; *mx*, maxillaire supérieur; *n*, nasal; *n.px*, apophyse nasale du prémaxillaire; *px*, prémaxillaire; *p*, pariétal; *p.s*, présphénoïde; *pg*, ptérygoïde; *pl*, palatin; *p.n*, arrière-narines; *q*, carré; *qj*, quadrato-jugal; *sq*, squamosal; *s.o*, sus-occipital; *ty*, caisse du tympan; *v*, vomer; *II, V, IX, X, XII*, orifices pour le nerf optique le trijumeau, le glosso-pharyngien, le vague et l'hypoglosse.

(1) Le *crâne des Pingouins* fait exception; celui des *Autruches* présente aussi à ce point de vue une disposition primitive. L'*Archaeopteryx* ressemblait déjà à cet égard aux Oiseaux récents.

c'est-à-dire dans le prolongement de la colonne vertébrale, mais est rejeté en bas et en avant sur la base du crâne, de sorte que l'axe du crâne forme un angle avec celui de la colonne vertébrale, disposition qui est encore bien plus marquée chez certains Mammifères.

Les *orbito-sphénoïdes* et les *alisphénoïdes*, situés dans la zone trabéculaire, sont plus développés que chez les *Lacertiliens*. L'*os carré* est mobile sur le crâne. Les connexions les plus variables peuvent exister entre la mince *arcade ptérygo-palatine* d'une part et le *vomer* impair (quand il existe) d'autre part; parfois même la soudure peut être complète. Il ne se forme pas de *voûte palatine* analogue à celle que nous avons observée chez les *Crocodiliens*, car les arcs palatins restent plus ou moins écartés l'un de l'autre sur la ligne médiane. Les orifices postérieurs des fosses nasales sont toujours situés entre le *vomer* et le *palatin*.

Au sujet de l'arcade malaire grêle qui s'étend entre le maxillaire supérieur et l'os carré, ainsi que pour les rapports des autres os entre eux, je renverrai à la figure 81.

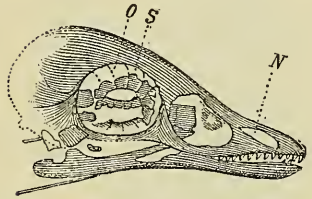


Fig. 82. — Tête de l'*Archaeopteryx lithographicus* (d'après DAMES).

Ce que nous avons dit à propos du crâne des Reptiles sur la formation de la *capsule auditive* aux dépens de plusieurs centres osseux s'applique également ici; il en est de même des *fenêtres*, de la *cavité tympanique* et des *trompes d'Eustache*, à cela près que ces dernières ont un orifice commun à la base du crâne. Jusqu'à quel point l'*étrier* ou la *columelle* peuvent-ils être considérés comme homologues à la columelle des Reptiles, c'est un point que de nouvelles recherches pourront seules élucider.

Le cartilage ne persiste pendant toute la vie que dans la *cavité nasale*, dont les rapports morphologiques nous occuperont plus tard, quand nous étudierons l'organe olfactif.

Les fossiles du *jurassique* et du *crétacé* montrent que les Oiseaux possédaient autrefois des dents (fig. 82). Les Oiseaux tertiaires n'en présentaient déjà plus, et, d'après ce qu'on sait jusqu'ici, chez aucun Oiseau actuel les dents n'apparaissent même transitoirement à l'état d'ébauche dans le cours de l'ontogénie.

Chaque moitié de la mâchoire inférieure, composée primitivement d'un grand nombre d'os, forme après la période embryonnaire une masse unique et se réunit par synostose à son extrémité antérieure avec sa congénère. Enfin elle est entourée par un étui corné, qui s'étend aussi sur les intermaxillaires, et qui remplace en partie les dents.

Le *squelette viscéral* est très atrophié; le premier arc branchial non seulement persiste, mais encore (*Pics*) il peut prendre un très grand développement et constituer deux apophyses grêles excessivement longues qui se recourbent autour du crâne en arrière et en-dessus. Les *copules* sont représentées par un *basihyal*, un *I*^{er} et un *II*^{e} *basibranchial*. Le premier pénètre dans la langue dont il constitue la charpente, sous le nom d'*os entoglosse*.

Mammifères.

Dans ce groupe on observe une union beaucoup plus intime de la partie crânienne et de la partie viscérale du squelette céphalique que dans aucun des Vertébrés que nous avons étudiés jusqu'ici. Lorsque le développement

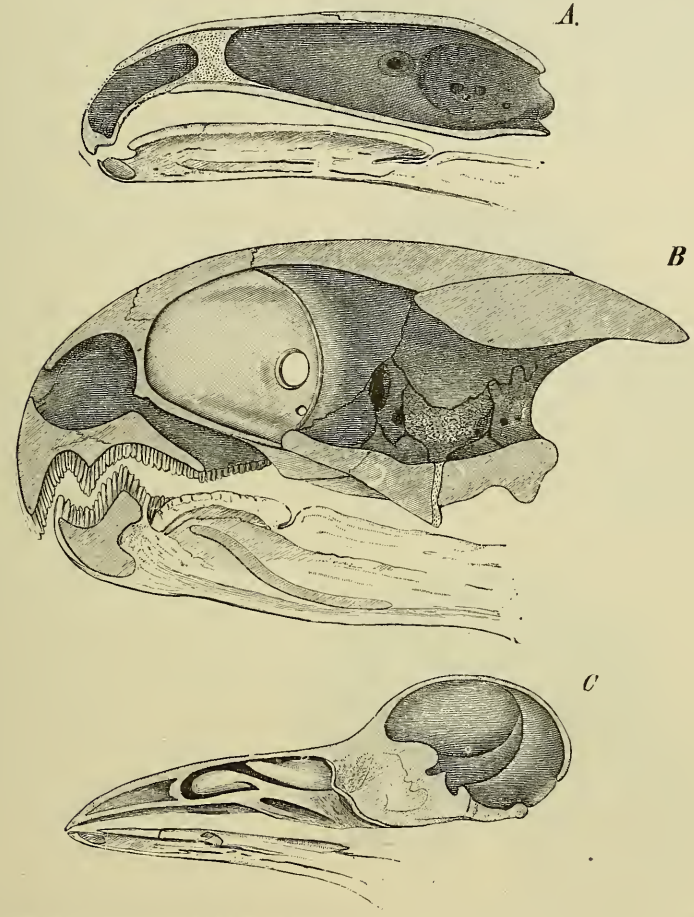


Fig. 83. — Coupes médianes à travers la tête de la *Salamandra maculosa* (A), du *Chelonia midas* (B) et du *Corvus corone* (C), pour montrer les rapports du crâne avec la cavité nasale.

est achevé, toutes deux, abstraction faite de l'arc mandibulaire, semblent ne former qu'une seule et même pièce ; dans les types supérieurs, par exemple l'*Homme*, on distingue la FACE du CRANE. Leurs rapports sont tels que plus on s'élève dans la série des Vertébrés, plus la face glisse au-dessous de la base du crâne, de sorte que dans les formes supérieures, par suite de ce changement dans les rapports, ce qui était *antérieur* devient *inférieur*, ce qui était *postérieur* devient *supérieur*. La face, appartenant à la sphère végétative, n'occupe plus dans le type le plus élevé, l'*Homme*,

que le second plan si on la compare au crâne, dont les grandes dimensions indiquent un degré intellectuel supérieur ; il est aussi à noter qu'en même temps le coude que la base du crâne fait avec l'axe de la colonne vertébrale est encore plus accentué que chez les Oiseaux (fig. 83 et 84).

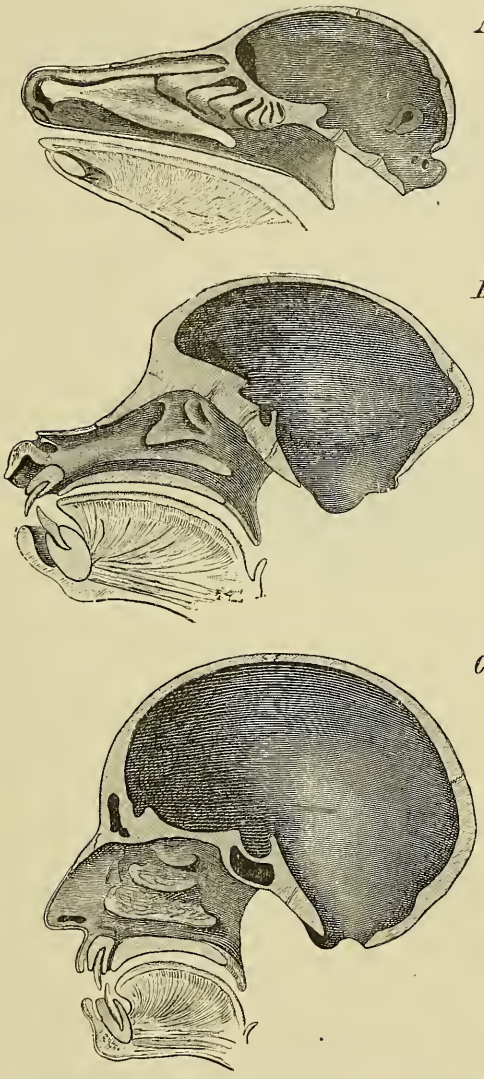


Fig. 84. — Coupes médianes à travers la tête du *Cervus capreolus* (A), du *Cynocephalus* (B) et de l'*Homme* (C), pour montrer les rapports du crâne avec la cavité nasale.

La base du crâne, ainsi que toute la région ethmoïdale, est, comme chez les Reptiles et les Oiseaux, préformée à l'état de cartilage, tandis que la *voûte du crâne* se développe directement dans du tissu fibreux.

Il existe dans le crâne des Mammifères, comme partout, dans la région occipitale, quatre centres osseux distincts, un *sus-occipital*, un *basi-occipital*, ainsi que deux *occipitaux latéraux* qui portent les *deux condyles occipitaux*.

En avant du basi-occipital sont situés un *basi-sphénoïde* et un *présphénoïde*, formant le *plancher du crâne* et d'où partent des appendices latéraux, *les grandes ailes* (*ali-sphénoïdes*) et les *petites ailes* (*orbito-sphénoïdes*). Tandis que ces deux appendices ont une situation plus ou moins horizontale et prennent ainsi part à la formation des fosses crâniennes ainsi que des parois latérales du crâne, un autre appendice, l'*apophyse ptérygoïde*, se dirige verticalement en bas où il se soude avec un os de recouvrement, l'*os ptérygoïde* (fig. 85 B — D). Ce dernier se réunit avec l'os palatin pour constituer l'*arc ptérygo-palatin*.

Le crâne est complété en avant par les *frontaux*, qui viennent rejoindre le *présphénoïde*, et par une partie de l'*ethmoïde*, c'est-à-dire par la *lame criblée* traversée par les nerfs olfactifs.

Dans la région de la *capsule auditive* apparaissent ici, comme partout, plusieurs centres d'ossification, que l'on désigne sous les noms de *partie épiotique* (*mastoïdienne*), *opisthotique* et *prootique* (*pétreuse*). Toutes trois, particulièrement la dernière, participent à la formation du plancher du crâne. Il s'y ajoute encore en dehors deux *os de recouvrement*, le *squamosal* et l'*anneau tympanal*, qui dans les types supérieurs s'allonge en tube et constitue la partie osseuse du canal auditif externe (1). De la réunion de ces cinq os, qui a lieu chez tous les Mamnifères, sauf chez les *Marsupiaux*, résulte l'*os temporal* de l'anatomie humaine.

La base du crâne, ainsi constituée, est surmontée par le *sus-occipital* déjà mentionné, l'*interpariétal*, le *pariétal* et le *frontal* (pair ou impair).

Ce dernier porte souvent des cornes et des bois. Dans ce cas il présente deux prolongements osseux, qui soulèvent la peau. Entre cette dernière et l'axe osseux il se développe un os dermique qui se soude avec celui-ci, se dessèche lorsque sa croissance est terminée et se détache à la fin de la période du rut. Ce n'est qu'à partir du *miocène* que commence la séparation des Mammifères munis de bois et des Mammifères munis de cornes, c'est-à-dire qu'avant cette époque les *Cerfs* et les *Antilopes* ne se distinguaient pas encore les uns des autres.

Les *cornets* et le *labyrinthe de l'ethmoïde* jouent un grand rôle dans la constitution du *squelette du nez*, dont la cavité communique avec les cavités remplies d'air des os voisins. En outre, de la *lame criblée*, c'est-à-dire de la terminaison destrabécules en avant, part une lame cartilagineuse verticale (*mésethmoïde*), qui divise la cavité nasale en deux moitiés, et sur laquelle se développe un os de revêtement primitivement pair, le *vomer*. Les parties cartilagineuses (*cartilages alinasal* et *aliseptal*) ne persistent que dans la cloison et la paroi externe des fosses nasales. Les deux *maxillaires supérieurs* ne sont jamais préformés à l'état de cartilage. Entre eux se trouve enfoncé comme un coin, d'avant en arrière, le *prémaxillaire* qui porte les incisives supérieures. Ils concourent pour une grande part à circonscrire la cavité nasale. Ils présentent des apophyses palatines horizontales, qui, de même que celles situées en arrière des *os palatins*, se réunissent sur la ligne médiane. De la sorte se trouve formée la *voûte palatine* qui sépare la cavité nasale de la cavité buccale.

Dans quelques cas (*Édentés*, *Cétacés*) les *ptérygoïdes* prennent aussi part à la formation de la voûte palatine. Chez l'*Echidné*, *Dasypus*, *Myrmecophaga* et quelques *Cétacés* ils atteignent une longueur excessive, de sorte que les orifices postérieurs des fosses nasales sont rejetés très en arrière.

Dans la région malaire les *maxillaires supérieurs* sont, en général (sauf chez les *Édentés*), unis par un *jugal* à une apophyse du *squamosal* (apophyse zygomatique). Souvent (*Solipèdes*, *Ruminants*, *Primates*) le jugal se réunit aussi au frontal, *de sorte que l'orbite se trouve presque*

(1) Pour plus amples détails et en particulier pour la *bulle tympanique* je renverrai à mon *Traité d'anatomie comparée*.

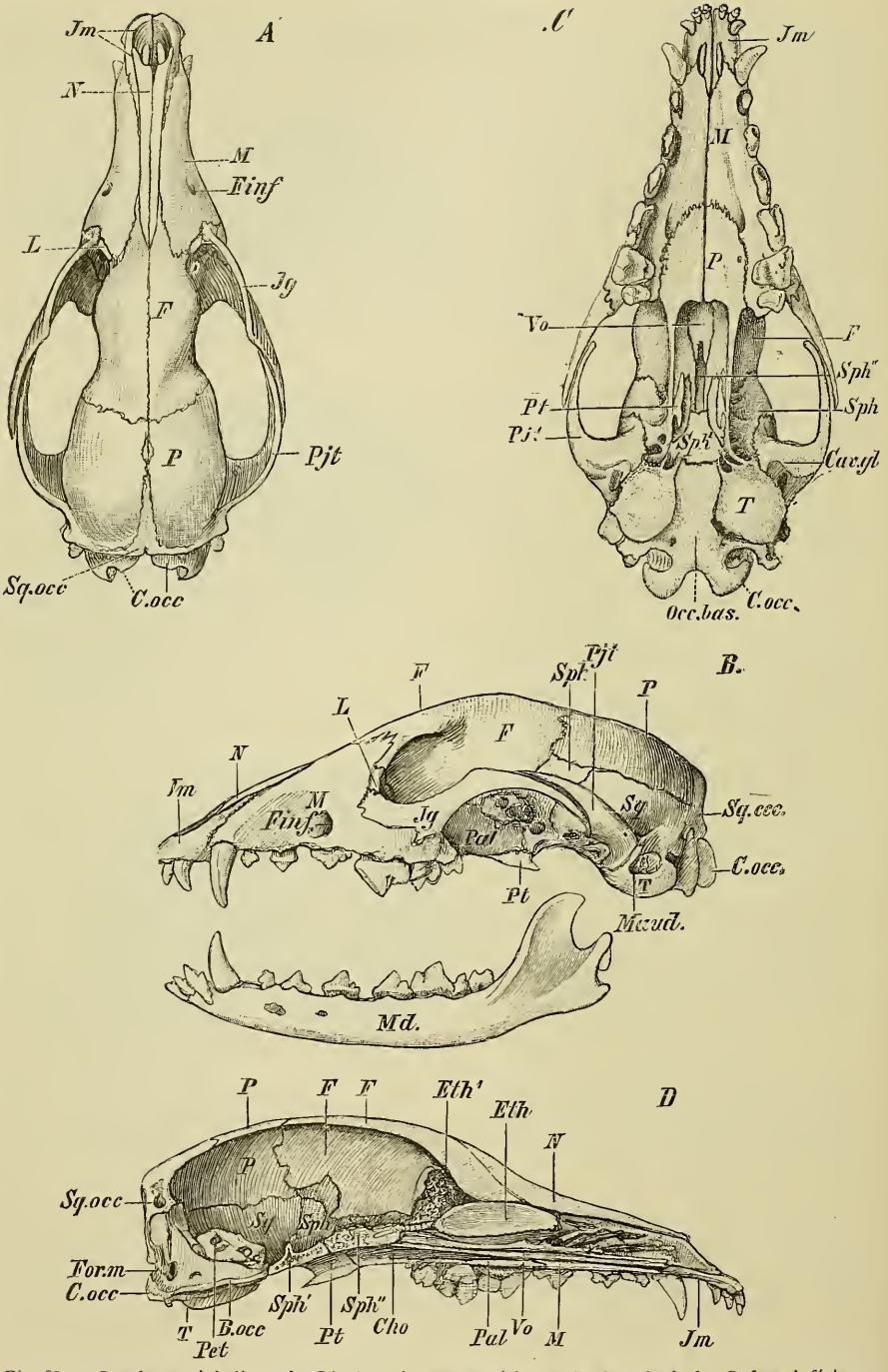


Fig. 85. — Squelette céphalique du *Lévrier*. A, ace supérieure; B, face latérale; C, face inférieure; D, coupe médiane vue par la face interne.

Jm, intermaxillaire; *N*, nasal; *M*, maxillaire supérieur avec le trou sous-orbitaire (*Finf*); *Jg*, jugal;

Pjt, apophyse zygomatique du temporal; *L*, lacrymal avec le canal lacrymal; *P*, pariétal; *Sq.occ*, écaille de l'occipital (sus-occipital); *C.occ*, condyles occipitaux (occipital latéral); *B.occ*, basi-occipital; *Pal*, palatin; *Pt*, ptérygoïde; *Sph*, alisphénoïde; *Sph*^{1}, basi-sphénoïde; *Sph*^{2}, présphénoïde; *Sq*, écaille du temporal; *Maud*, conduit auditif externe; *T*, tympanique; *For.m*, trou occipital; *Pet*, pétreux; *Cho*, arrière-narines; *Vo*, vomer; *Eth*, lame perpendiculaire de l'ethmoïde; *Eth*^{1}, lame criblée de l'ethmoïde; *Cav.gl*, cavité glénoïde.

complètement séparée de la fosse temporale, avec laquelle elle ne communique plus que par une petite fente (fente sphéno-maxillaire).

Les opinions sont encore très partagées sur la question de la présence du *carré* dans le crâne des Mammifères, et on ne peut encore décider s'il correspond ou non à l'*apophyse zygomatique* du *squamosal*, c'est-à-dire de l'écaille du temporal, dont

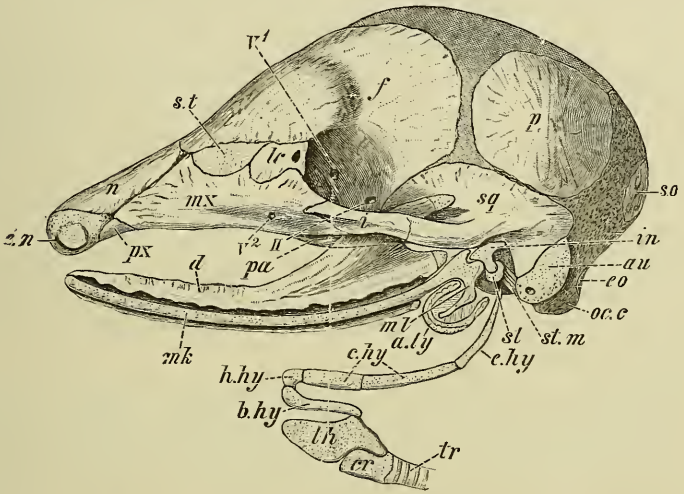


Fig. 86. — Squelette céphalique du *Tatusia* (*Dasypus*) *hybrida*, d'après une préparation de W. K. PARKER
Les parties cartilagineuses sont en pointillé.
a.ty, anneau tympanal; *b.hy*, basihyal; *h.hy*, hypohyal; *c.hy*, cérato-hyal; *e.hy*, épihyal; *tr*, trachée; *cr*, cartilage cricoïde; *th*, cartilage thyroïde; *mk*, cartilage de Meckel; *d*, dentaire; *ml*, marteau; *in*, enclume; *st.m*, muscle de l'étrier; *sl*, étrier; *au*, capsule auditive; *oc.c*, condyle occipital; *eo*, exoccipital; *s.o*, sus-occipital; *sq*, squamosal; *p*, pariétal; *i*, jugal; *pa*, palatin; *f*, frontal; *lc*, lacrymal; *mx*, maxillaire supérieur; *s.t*, squelette cartilagineux du nez (région du cornet supérieur); *n*, nasal; *px*, prémaxillaire; *e.n*, narine; *V*^{1}, *V*^{2}, première et deuxième branche du trijumeau; *II*, trou du nerf optique.

nous avons parlé plus haut. Si la première de ces manières de voir se confirme, par là se trouvera écartée la difficulté d'être obligé de considérer l'articulation de la mâchoire inférieure des Mammifères comme une formation à part, non homologue à la même articulation chez les autres Vertébrés, c'est-à-dire qu'on aurait ici affaire à une *articulation quadrato-mandibulaire* ou *quadrato-articulaire*.

La solution de cette question a aussi une grande importance pour la signification morphologique des osselets de l'ouïe et, en donnant ici quelques détails sur le développement de ceux-ci, je décrirai en même temps le squelette viscéral des Mammifères en général.

L'extrémité proximale du premier arc branchial (mandibulaire) se divise deux fois pendant la période embryonnaire. De la première pièce provient l'*enclume*, de la seconde le *marteau;* le reste de l'arc constitue le *cartilage de Meckel*. Ce dernier, sur lequel se développe le *maxillaire inférieur* qui est, par suite, un os de recouvrement (*dentaire*), est encore

uni avec le marteau dans la figure 86. Le troisième osselet, l'*étrier*, se compose d'une petite plaque, qui s'est séparée de la substance de la capsule auditive cartilagineuse, et d'une pièce recourbée ou en forme d'étrier qui tire son origine de l'extrémité de l'arc hyoïdien. Ces trois osselets forment une chaîne articulée qui s'étend à travers la caisse du tympan et, de telle sorte, que le marteau est appliqué contre la membrane du tympan et l'étrier contre la fenêtre ovale (voir l'organe auditif).

L'*arc hyoïdien*, après que la pièce recourbée de l'étrier s'en est séparée, s'unit par son extrémité proximale avec le plancher de la capsule auditive et par son extrémité distale avec le *troisième arc branchial*, c'est-à-dire avec le *premier arc banchial* proprement dit. Primitivement cartilagineux, il peut s'ossifier en totalité ou en partie, mais le plus souvent il devient fibreux ou tout à fait rudimentaire. Son extrémité proximale constitue l'*apophyse styloïde* du rocher, son extrémité distale la *petite corne de l'os hyoïde*. Ce dernier se compose, outre les petites cornes, d'une *pièce médiane* (corps), et des *grandes cornes* qui en partent en arrière. La pièce médiane correspond ainsi à un *basi-branchial*, les grandes cornes au premier arc branchial. L'appareil hyoïdien ainsi constitué est réuni par une membrane (*ligt. thyro-hyoïdien*) au bord supérieur du larynx, dont le cartilage thyroïde se développe dans le blastème du quatrième arc viscéral (fig. 86).

Chez les Mammifères les *dents* ne se rencontrent que sur les *maxillaires supérieurs*, les *prémaxillaires* et le *maxillaire inférieur*. Elles présentent dans leur nombre, leur forme et leur grosseur des différences considérables que nous étudierons dans le chapitre relatif au tube digestif.

Bibliographie.

F. Ahlborn. *Ueber die Segmentation des Wirbelthierkörpers.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XL. 1884.

G. Baur. *Ueber das Quadratum der Säugethiere.* Biol. Centralbl. T. VI. 1887.

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.* Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. T. III et suivants.

E. Dursy. *Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere.* Tübingen, 1869.

A. Froriep. *Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskeletes.* Anat. Anz. 2e année, 1887.

C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* 3e fasc. *Das Kopfskelet der Selachier.* Leipzig, 1872.

Id. *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes.* Morpholog. Jahrb. T. XIII. 1888.

Hallmann. *Die vergleichende Anatomie des Schläfenbeins.* 1837.

O. Hertwig. *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle.* Arch. f. mikr. Anat. T. XI. Fascicule supplémentaire. 1874.

A. Milnes Marshall. *The segmental value of the cranial nerves.* Journ. of Anat. and Phys. T. XVI.

Id. *On the head cavities and associated nerves in Elasmobranchs.* Quart. Journ. of Micr. Science. T. XXI. (Traite de toutes les classes de Vertébrés).

J. Müller. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.* Berlin, 1834-1845.

W. K. Parker. *Voyez ses nombreux mémoires dans les vingt-cinq dernières années des Transactions des sociétés Royale, Linnéenne et Zoologique de Londres.*
W. K. Parker and G. T. Bettany. *The Morphology of the skull.* London, 1877.
W. Salensky. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren.* Morph. Jahrb. T. VI.
R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen.* Genua, 1875.
Id. *Das Kopfskelet der Urodelen.* Morph. Jahrb. T. III. 1877.
Id. *Die Anatomie der Gymnophionen.* Jena, 1879.
J. W. van Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes.* Amsterdam, 1882.

6. Membres.

Les *membres*, ou *extrémités* qui sont des *appendices du tronc*, fonctionnent en premier lieu comme *organes de sustentation* et *de locomotion*, mais ils peuvent aussi être transformés en *organes de préhension*. Ils se

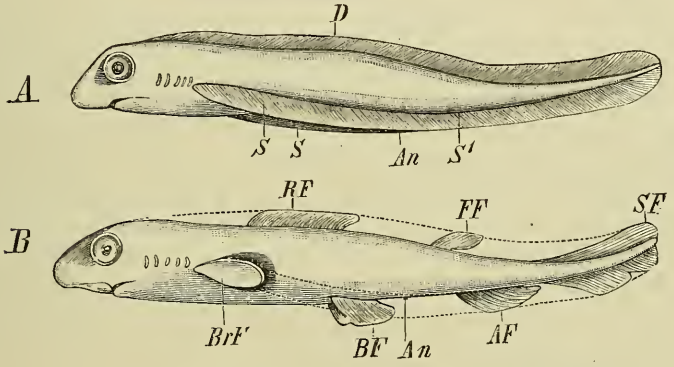


Fig. 87. — Schéma de développement des nageoires paires et impaires.
A. Les replis latéraux (*S*, *S*) et dorsal (*D*) sont encore continus. S^1 indique le point où le repli latéral est situé à la face ventrale, en arrière de l'anus (*An*).
B. Nageoires définitives. *RF*, nageoire dorsale; *BrF*, nageoire pectorale; *BF*, nageoire abdominale; *AF*, nageoire anale; *SF*, nageoire caudale; *FF*, nageoire adipeuse; *An*, anus.

divisent en membres *pairs* et membres *impairs*. Leur développement a été bien étudié dans ces dernières années, précisément dans ce groupe primitif des Poissons, qui nous a servi de point de départ dans l'étude du squelette céphalique, les *Sélaciens*. Il débute par l'apparition de certains *replis cutanés*, l'un impair dorsal, les autres *pairs latéraux* (fig. 87 A, *D*, *SS*).Ces derniers se développent, comme Dohrn l'a montré, de chaque côté derrière la dernière fente branchiale; ils se dirigent de là en arrière en s'inclinant graduellement vers la face ventrale, où ils se confondent l'un avec l'autre. Le repli unique ainsi formé se prolonge jusque vers la queue où il se réunit finalement au repli dorsal impair. De ces replis latéraux proviennent les membres pairs, c'est-à-dire les *nageoires pectorales* et *abdominales* (fig. 87 B, *BrF* et *BF*). Effectivement dans chacun des métamères correspondants du corps apparaissent deux *bourgeons musculaires*, qui s'en séparent plus tard et se subdivi-

sent en un faisceau dorsal et un faisceau ventral. Entre ces faisceaux naît un *rayon cartilagineux*, auquel vient se joindre le *nerf* correspondant. Plus tard dans les points où doivent se former la nageoire pectorale et la nageoire abdominale, les replis latéraux émettent des prolongements en forme de lobes (fig. 87 B), dans lesquels convergent un nombre considérable de bourgeons musculaires, de rayon cartilagineux et de nerfs. *On peut donc considérer les membres comme des* FORMATIONS *primitivement* MÉTAMÉRIQUES *et décomposer les replis latéraux en une série d'appendices métamériques des segments* (1).

Cette manière de voir est essentiellement basée sur le fait que les métamères, situés entre les nageoires pectorales et les nageoires abdominales, donnent aussi naissance pendant la période embryonnaire, exactement comme les myotomes d'où dérivent les muscles des nageoires, chacun à deux bourgeons musculaires qui s'atrophient et disparaissent dans la suite du développement.

A — Membres impairs

Le repli cutané dorso-ventral, dont il a été question plus haut, peut rester continu ou bien s'atrophier, de telle sorte que certaines parties seules persistent, prennent une plus grande extension et représentent ce que l'on appelle les *nageoires dorsale*, *adipeuse*, *caudale* et *anale* (fig. 87 B). Non seulement elles renferment des muscles et des nerfs, mais aussi des pièces squelettiques cartilagineuses ou osseuses, désignées sous le nom de cartilages ou d'*os interépineux*. Ceux-ci se développent d'une manière tout à fait indépendante et ne se réunissent que secondairement avec le squelette axial, c'est-à-dire avec la colonne vertébrale. Cette union est particulièrement intime et solide dans la *nageoire caudale*, qui représente le principal organe de locomotion des Poissons.

Les cartilages interépineux ne dépassent pas ordinairement la base de la nageoire, dont la masse principale est formée par des *filaments cornés* pressés les uns contre les autres. Cette disposition, que l'on retrouve également dans les nageoires paires des Sélaciens, contribue puissamment à augmenter l'étendue de ces organes locomoteurs.

L'*Amphioxus* et les *Cyclostomes* n'ont que des nageoires impaires, mais il se peut que ces derniers aient possédé jadis des nageoires paires, qui se sont atrophiées graduellement.

Des traces de membres impairs se rencontrent encore chez les Amphibiens, soit pendant toute la vie (Ichthyodes et plusieurs Salamandrines), soit seulement pendant la période larvaire (*Urodèles*, *Gymnophiones*). Elles consistent en un repli cutané continu, très développé, principalement chez les *Tritons* pendant la période de la reproduction, qui entoure la queue et qui peut se prolonger sur toute l'étendue du dos jusque vers la tête sous forme de crête. Mais ces formations diffèrent

(1) Les découvertes de Dohrn ont été récemment confirmées par les recherches de van Bemmelen sur des *embryons de Serpents*.

essentiellement des formations correspondantes des Poissons, en ce que jamais elles ne présentent d'éléments rigides produits soit par l'entosquelette, soit par l'exosquelette. Quant aux *Reptiles*, la question de savoir s'ils présentent encore des traces de membres impairs est indécise, et ce qui pourrait les rappeler dans les formes supérieures (Cétacés) doit être considéré comme acquis secondairement.

B — Membres pairs

Les membres pairs ne sont liés à aucun segment déterminé du corps; ils présentent, au contraire, dans leur position sur le tronc, ainsi que dans le nombre des nerfs qui viennent s'y distribuer, les plus grandes variations.

Le membre antérieur comme le membre postérieur présente à considérer une partie basilaire, fixée au tronc, c'est-à-dire la ceinture scapulaire et la ceinture pelvienne. Chacune de celles-ci se subdivise en une partie *dorsale* et une partie *ventrale;* au point de jonction de ces deux parties s'articule un levier mobile, l'*extrémité libre* (fig. 88, *Sd*, *Sv*, *F*).

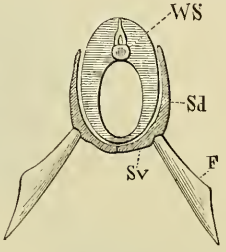


Fig. 88. — Schéma de la ceinture scapulaire et de la nageoire dorsale. *WS*, colonne vertébrale; *Sd* et *Sv*, pièce dorsale et pièce ventrale de la ceinture scapulaire; *F*, extrémité libre (nageoire pectorale).

On ne peut encore rien dire de certain sur l'histoire ancestrale des deux ceintures basilaires, car l'opinion de Gegenbaur, d'après laquelle la ceinture scapulaire serait un arc branchial transformé, est plus que douteuse depuis que la *théorie de l'Archipterygium* a dû être abandonnée.

Il faut donc attendre de nouvelles recherches et jusque-là il n'est pas non plus possible de donner une solution certaine à la question de savoir jusqu'à quel point les ceintures des deux paires de membres peuvent être mises en parallèle. Néanmoins on peut dès maintenant, en s'appuyant sur les faits ontogéniques, dire avec beaucoup de vraisemblance, que les rapports qui existent entre elles ne sont pas homologues, mais seulement *homodynames;* peut-être même toute comparaison directe est-elle impossible (comp. le *bassin des Dipnoïques*).

Ceinture scapulaire.

Poissons.

Chez l'Amphioxus et les Cyclostomes, les membres pairs font défaut et il n'existe pas même de ceinture scapulaire ni de ceinture pelvienne. Chez les Sélaciens la ceinture scapulaire a la forme d'un arc cartilagineux très simple ouvert sur le dos et fermé du côté ventral par une masse hyaline ou fibreuse. Une disposition tout à fait homologue se rencontre chez les embryons de Ganoïdes et de Téléostéens.

Plus tard il se développe chez ces deux derniers groupes, dans le périchondre de la ceinture scapulaire *primordiale* ou cartilagineuse, une série de formations osseuses qui constituent la ceinture scapulaire *secondaire* ou osseuse.

L'extrémité libre, la *nageoire*, s'attache au bord postérieur de la ceinture scapulaire, de sorte qu'on peut distinguer sur celle-ci, à partir de ce point d'attache, deux parties, l'une *supérieure dorsale*, l'autre, *inférieure ventrale*. La première, qui se réunit au crâne, correspond à l'OMOPLATE, la seconde au CORACOÏDE et au PROCORACOÏDE (clavicule) des Vertébrés supérieurs aux Poissons (1).

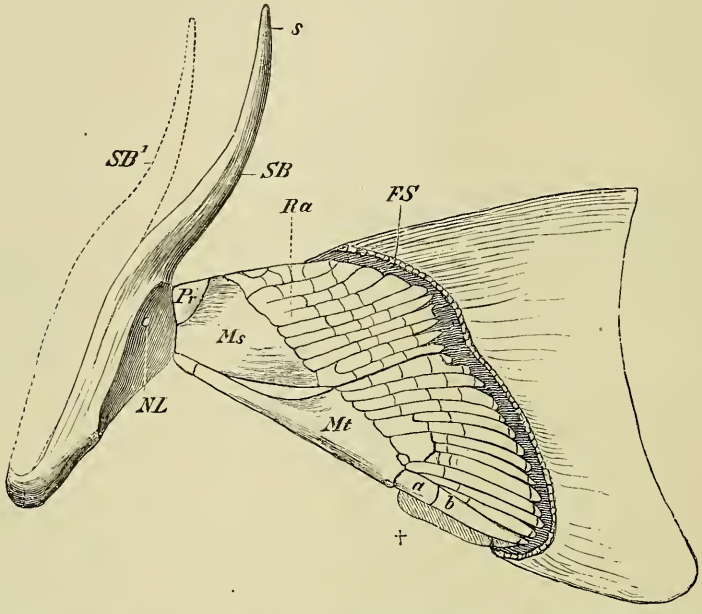


Fig. 89. — Ceinture scapulaire et nageoire pectorale d'*Heptanchus*. *SB*, *SB*¹, ceinture scapulaire, percée d'un trou en *NL*; *Pr*, *Ms*, *Mt*, les trois pièces basilaires de la nageoire, proptérygium, mésoptérygium et métaptérygium; *Ra*, rayons cartilagineux; *a*, *b*, rayon principal de la nageoire situé dans l'axe du métaptérygium; †, rayon situé en deçà de ce dernier (indice du type bisérié); *FS*, filaments cornés coupés.

Amphibiens et Reptiles.

La ceinture scapulaire des Amphibiens n'a pas de rapports immédiats avec celle des Poissons, mais d'autre part elle présente déjà les traits principaux de celle de tous les Vertébrés supérieurs.

C'est toujours une plaque dorsale cartilagineuse ou osseuse (OMOPLATE) (2), qui se recourbe latéralement autour du tronc et se divise à la face ventrale en deux branches, l'une antérieure (CLAVICULE OU PROCORACOÏDE), l'autre postérieure (CORACOÏDE) (fig. 90, *S*, *Cl*, *Co*).

Dès maintenant la ceinture scapulaire ne se réunit plus au crâne,

(1) La ceinture scapulaire des *Dipnoïques* occupe une situation intermédiaire entre celle des *Sélaciens* et celle des *Ganoïdes*, mais sa forme et sa situation sont si particulières qu'il ne peut être question de la décrire ici.

(2) Il peut s'y ajouter aussi un *sus-scapulaire*.

tandis qu'elle se réunit sur la poitrine avec le sternum (et avec l'épisternum); les deux plaques coracoïdiennes se recouvrent effectivement en partie sur la ligne médiane, ou s'accolent et se soudent par leur bord interne.

Le premier mode d'union se rencontre chez les *Urodèles* (fig. 92) et

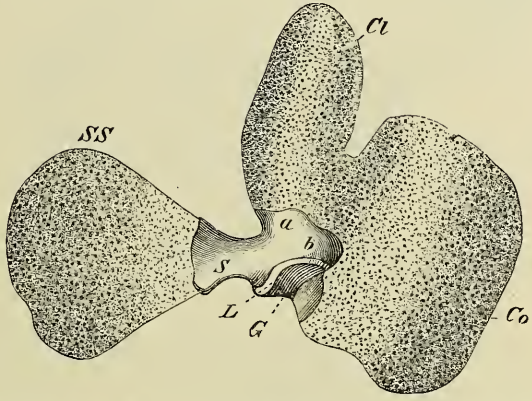


Fig. 90. — Ceinture scapulaire de la *Salamandra maculata*. Côté droit fortement grossi et étendu horizontalement. *SS*, sus-scapulaire; *S*, omoplate ossifiée; *Co* et *Cl*, coracoïde et clavicule, dans lesquels s'étendent des apophyses osseuses *a* et *b*; *G*, cavité articulaire entourée d'une bande cartilagineuse *L*.

Fig. 91.

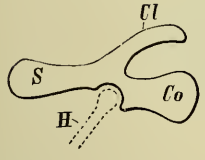


Fig. 92.

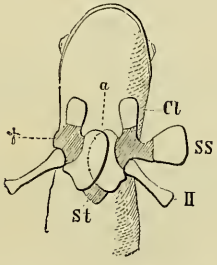


Fig. 93.

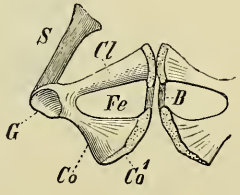


Fig. 91. — Schéma de la ceinture scapulaire de tous les Vertébrés, des Amphibiens aux Mammifères. *S*, omoplate; *Co*, coracoïde; *Cl*, clavicule (procoracoïde); *H*, humérus.

Fig. 92. — Ceinture scapulaire et sternum des *Urodèles* (figure demi-schématique). *St*, sternum; *a*, point de réunion des deux lames coracoïdiennes; *Cl*, clavicule; *SS*, sus-scapulaire, à gauche étalé en dehors; †, omoplate osseuse; *H*, humérus.

Fig. 93. — Ceinture scapulaire des *Tortues*, vue par la face inférieure. *S*, omoplate; *Co*, coracoïde; *Co*¹, épicoracoïde; *Cl*, clavicule; *B*, ligament fibreux entre ces deux pièces; *Fe*, fenêtre qu'elles limitent; *G*, cavité articulaire.

quelques *Anoures* (par exemple *Bombinator* et *Hyla*, fig. 94); le second mode également chez les Anoures, par exemple les *Rana*. Chez les Anoures dans les deux cas, contrairement à ce que l'on observe chez les Urodèles, le *procoracoïde est dirigé transversalement*, ou même vient se réunir par son extrémité avec le *coracoïde*, d'où résulte la formation d'une sorte de cadre ou de fenêtre. De même l'ossification (en partie périchondrale) est plus étendue, de sorte que l'appareil tout entier acquiert une structure plus résistante et plus rigide (fig. 94, 95).

Le tissu osseux prédomine dans la ceinture scapulaire des Reptiles, de même que dans le reste de leur squelette. C'est chez les *Chéloniens* que la forme primordiale s'est le mieux conservée (fig. 93); les rapports

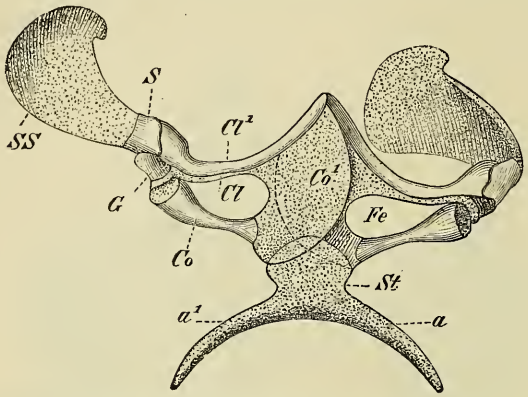


Fig. 94. — Ceinture scapulaire et sternum du *Bombinator igneus*. *St*, sternum avec ses deux prolongements *a*, *a*¹; *S*, omoplate; *SS*, sus-scapulaire, à droite dans sa position normale, à gauche étalé horizontalement; *Co*, coracoïde; *Co*¹, épicoracoïde, qui de chaque côté s'enfonce dans une rainure du bord supérieur du sternum; *Cl*, clavicule cartilagineuse; *Cl*², clavicule osseuse; *Fe*, fenêtre entre la clavicule et le coracoïde; *G*, cavité articulaire.

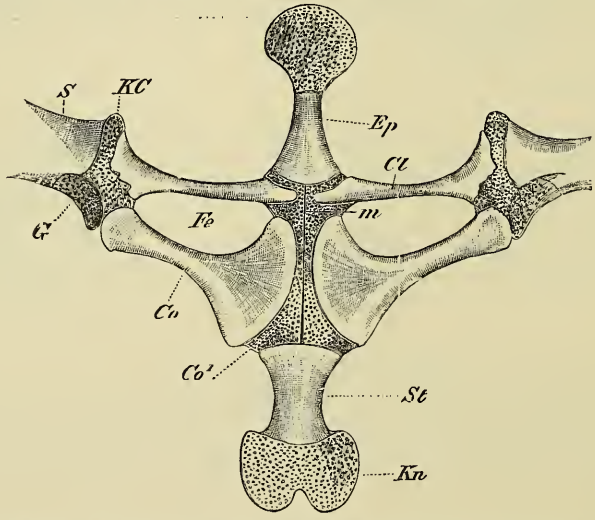


Fig. 95. — Ceinture scapulaire de *Rana esculenta*, vue par la face inférieure. *St*, sternum osseux; *Kn*, sternum cartilagineux; *S*, omoplate; *KC*, commissure cartilagineuse entre cette dernière et la clavicule *Cl*; *Co*, coracoïde; *Co*¹, épicoracoïde; *m*, suture entre les deux épicoracoïdes; *G*, cavité articulaire; *Fe*, fenêtre entre le coracoïde et la clavicule; *Om*, omosternum.

primitifs y sont nettement visibles et rappellent encore ceux des *Amphibiens*. Il en est également de même de l'*Hatteria*.

Chez les *Sauriens* on arrive facilement aussi à retrouver le type primitif; mais la *clavicule* devient ici distincte du reste de la ceinture scapulaire, car elle ne forme plus au début une masse cartilagineuse continue

avec elle. Cependant on ne peut méconnaître que le blastème primitif, composé encore de cellules indifférentes, d'où elle dérive, est en continuité directe avec l'omoplate (Götte). Plus tard elle ne passe pas par l'état cartilagineux, mais s'ossifie directement et représente par suite chez les *Reptiles* un *os secondaire*, ayant la forme d'une mince lamelle, qui s'étend de l'omoplate, où elle est fixée par du tissu conjonctif dans une dépression, jusqu'à la pointe de l'appareil épisternal.

Pour plus amples détails je renverrai à la figure 96.

Les *Crocodiliens* et les *Caméléons* sont complètement dépourvus de clavicule ou n'en présentent que les rudiments.

La présence d'une ceinture scapulaire chez de nombreux *Reptiles apodes* (*Scincques*, *Amphisbènes*) indique qu'ils possédaient jadis des membres. Ceux-ci peuvent même s'ébaucher pendant la période embryonnaire et disparaître ensuite complètement (*Anguis fragilis*). Les *Serpents* peuvent aussi présenter passagèrement l'ébauche des membres (van Bemmelen).

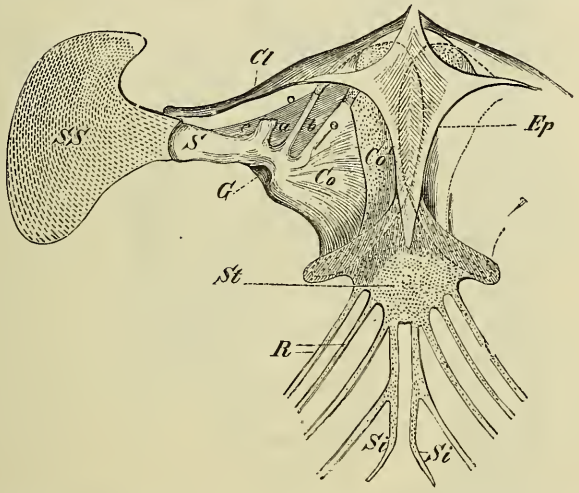


Fig. 96. — Ceinture scapulaire et sternum de l'*Hemidactylus verrucosus*. *St*, sternum; *R*, côtes; *Si*, bandelettes sternales, sur lesquelles se fixe la dernière paire de côtes; *SS*, sus-scapulaire; *S*, omoplate; *Co*, coracoïde; *Co¹*, épicoracoïde cartilagineux; *Ep*, épisternum; *a*, *b*, *c*, fenêtres du coracoïde fermées par des membranes; *Cl*, clavicule; *G*, cavité articulaire.

Oiseaux.

L'*omoplate* représente ici une lamelle osseuse, qui s'étend souvent très en arrière. Les *coracoïdes* (1) sont volumineux et articulés à angle aigu avec l'omoplate (fig. 97, *S*, *Ca*). Leur extrémité inférieure est solidement fixée dans une rainure latérale pratiquée sur le bord supérieur du sternum; leur extrémité supérieure contribue à la formation de la cavité glénoïde.

(1) Le coracoïde fenêtré de l'Autruche d'Afrique présente des rapports avec celui des *Chéloniens* et de certains *Sauriens*. Le *procoracoïde* est bien mieux développé chez les *Ratites* que chez les *Carinates*, où il est atrophié ou a complètement disparu (Fürbringer).

Chez tous les *Carinates* la *clavicule*, qui est un os dermique se formant en partie aux dépens du cartilage, est bien développée ; elle se soude avec sa congénère pour constituer la *fourchette*. Cette dernière présente une forme et des dimensions extraordinairement variables adaptées aux conditions variables du vol ; elle peut aussi subir une atrophie plus ou moins considérable et même disparaître complètement (*Dromaeus*, *Casuarius*, *Rhea*, *Struthio*, *Apteryx*, quelques *Perroquets*, etc.). Pour les connexions

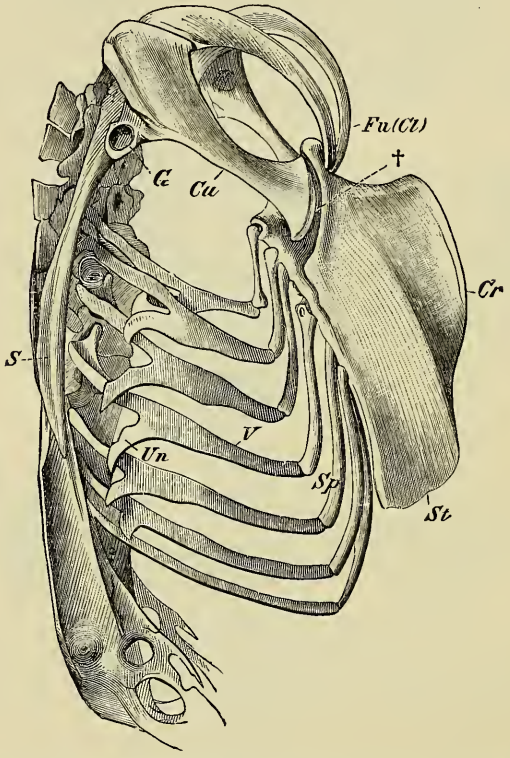


Fig. 97. — Squelette du tronc d'un *Faucon*. *S*, omoplate ; *G*, cavité articulaire ; *Ca*, coracoïde articulé en † avec le sternum *St* ; *Fu* (*Cl*), fourchette (clavicule) ; *Cr*, bréchet ; *V*, partie vertébrale, et *Sp*, partie ventrale des côtes ; *Un*, apophyses uncinées.

avec le reste de la ceinture scapulaire et avec le sternum, je renverrai à la figure 97.

La cavité articulaire de l'humérus est formée par l'*omoplate* et par le *coracoïde*.

Mammifères.

Parmi les *Mammifères*, les *Monotrèmes*, dont la ceinture scapulaire a d'ailleurs conservé ses caractères primitifs, sont les seuls dont le coracoïde s'étende jusqu'au sternum (fig. 53). Chez tous les autres il subit une atrophie considérable. Il constitue cependant toujours une apophyse spéciale, ayant un point d'ossification particulier et concourant à la for-

mation de la cavité glénoïde. Cette *apophyse coracoïde* paraît correspondre au rudiment d'un *épicoracoïde* (Howes).

L'*omoplate* finit graduellement par supporter seule le membre, en même temps elle s'élargit considérablement et sur sa face dorsale se développe, à mesure que les muscles des membres se différencient, une crête osseuse volumineuse (*épine de l'omoplate*) terminée en dehors par l'*acromion*. L'épine et l'achromion doivent être considérés comme des parties nouvelles adaptées aux mouvements de plus en plus libres du membre antérieur et à la différenciation corrélative de plus en plus prononcée de l'appareil musculaire. La clavicule s'articule en dehors avec l'acromion, en dedans avec le bord supérieur du sternum.

Chez les Mammifères, dont les membres antérieurs sont très mobiles et peuvent exécuter des mouvements très variés, la clavicule prend un grand développement. Chez d'autres, par exemple les *Carnivores* et les *Ongulés*, elle manque complètement ou est très rudimentaire et dans ce dernier cas ses connexions avec l'omoplate changent.

Ceinture pelvienne.

Poissons et Dipnoïques.

Nous devons considérer comme la plus ancienne forme de bassin qui soit parvenue jusqu'à nous celle des Dipnoïques.

La ceinture pelvienne se compose chez eux d'une plaque cartilagineuse située sur le ventre, sur la ligne médiane et sur laquelle on remarque deux paires d'apophyses, l'une postérieure, l'autre antérieure. Avec la première (fig. 98, *b*) s'articulent les membres postérieurs. La paire antérieure peut être regardée comme représentant des *apophyses iliaques* (fig. 98, *a*). Ces dernières sont très variables dans leur forme et leur longueur; situées par exemple chez les jeunes individus de *Protopterus* dans un myocomme, elles peuvent s'étendre très loin latéralement et même jusque sur la face dorsale (Wiedersheim) (1). Du milieu du bord

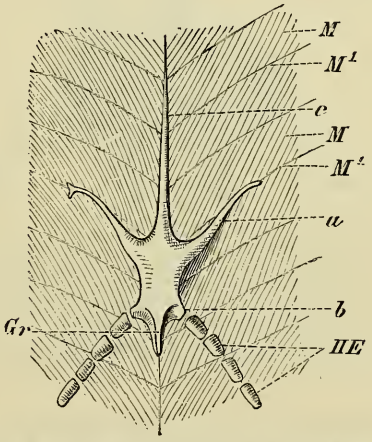


Fig. 98. — Bassin du *Protopterus*, vu par la face inférieure. *a*, apophyse iliaque qui peut se bifurquer à son extrémité; *b*, apophyse qui s'unit avec le membre postérieur *HE*; *Cr*, crête donnant insertion à des muscles; *c*, apophyse impaire; *M*, *M*, myomères; M^1, M^1, myocommes.

(1) *On doit les considérer comme dérivant d'un myocomme.* Elles rappellent sous ce point de vue les côtes ventrales de l'*Hatteria* et des *Crocodiles*. Chez de tout jeunes individus la fusion sur la ligne médiane n'a lieu que secondairement, mais de nouvelles recherches sont nécessaires sur ce sujet. Dans tous les cas les rapports génétiques des myocommes du grand muscle du tronc avec la première ébauche d'un bassin, quoique encore très primitif, de Vertébré me paraissent d'une grande importance.

Considérées à ce point de vue d'autres parties squelettiques des Vertébrés supérieurs, tels que le *cartilage épipubien*, le *sternum* et l'*épisternum* des Amphibiens, pourraient trouver leur explication (Wiedersheim).

antérieur de la plaque, entre les apophyses, part une longue apophyse styloïde, dirigée en avant le long de la ligne médiane (fig. 98, *c*).

On ne peut pas faire dériver du bassin des Dipnoïques l'organe auquel on donne le nom de *bassin* chez les Sélaciens. La plaque cartilagineuse simple ou double, qui le constitue, n'est pas produite par la chondrification d'un myocomme entre les muscles du tronc, mais par la fusion de quelques cartilages basilaires de la nageoire abdominale. Il ne peut donc être ici question, et il en est de même pour les *Téléostéens*, d'un bassin semblable à celui des Dipnoïques.

Parmis les *Ganoïdes*, le *Polyptère* paraît être le seul qui possède un bassin se rapprochant de celui des Dipnoïques (Wiedersheim).

Amphibiens.

Ici, comme chez tous les Vertébrés supérieurs, la ceinture scapulaire, qui est toujours située à l'extrémité postérieure du tronc, en avant de l'orifice du tube digestif et de l'appareil génito-urinaire, se compose d'une branche dorsale articulée avec la colonne vertébrale et de deux branches ventrales. La première est l'ilium (*pars iliaca*); des deux autres l'antérieure porte le nom de pubis (*pars pubica*), la postérieure celui d'ischion (*pars ischiadica*). A ces parties il faut encore en ajouter une quatrième (pars acetabularis) intercalée entre le pubis et la cavité cotyloïde. La cavité articulaire qui donne attache au membre supérieur est située au point de réunion de ces différentes pièces.

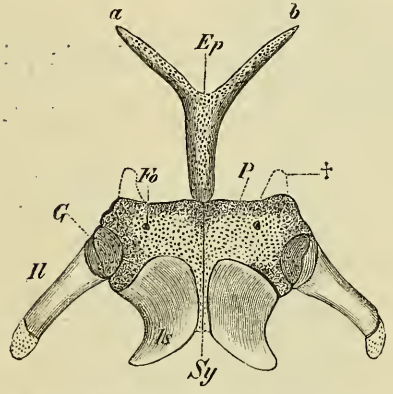


Fig. 99. — Bassin de la *Salamandra maculata*, vu par sa face inférieure. *Il*, ilium ; *Is*, ischion ; *P*, pubis (?) (partie acétabulaire?) ; *Fo*, trou obturateur ; *Sy*, symphyse ischio-pubienne ; †, deux protubérances qui existent chez beaucoup d'Urodèles ; *Ep*, cartilage épipubien avec son extrémité bifurquée *a*, *b* ; *G*, cavité articulaire.

Le bassin des Urodèles et des Anoures ne présente de chaque côté, sur la face ventrale, qu'une seule plaque qui se réunit avec celle du côté opposé en formant une *symphyse* (fig. 99, *Sy*). Tantôt cette plaque est entièrement ossifiée, tantôt la partie antérieure, c'est-à-dire celle qui est dirigée vers la tête, reste pendant toute la vie cartilagineuse, comme c'est la règle pour les *Urodèles* (fig. 99, *P*). On ne peut jusqu'à présent décider avec certitude si cette partie correspond au pubis, ou ce qui est plus probable à la *partie acétabulaire*. La partie postérieure, toujours ossifiée (*Is*), est sans aucun doute l'*ischion*. Sur le milieu du bord antérieur du bassin des Urodèles naît une tige cartilagineuse qui se divise antérieurement en deux branches (fig. 99, *Ep*, *a* et *b*). Elle existe chez les *Anoures* et sous une

forme un peu différente chez le *Dactylethra capensis ;* elle rappelle l'apophyse styloïde du bassin des Dipnoïques (fig. 98, *c*). Désignée jadis sous le nom de *cartilage ypsiloïde* ou *épipubien*, elle serait à plus juste titre appelée *cartilage marsupial*, car il est probable que chez les Vertébrés supérieurs elle donne naissance aux *os marsupiaux* (1). Des recherches ultérieures nous apprendront jusqu'à quel point les autres parties du bassin des Vertébrés terrestres peuvent être considérées comme homologues au bassin des Dipnoïques.

Par suite de l'adaptation au mode particulier de locomotion l'*ilium* forme de chaque côté chez les Anoures une longue tige (fig. 100, *IL*), et les deux moitiés de la plaque ventrale, dirigées horizontalement chez les

Fig. 100.

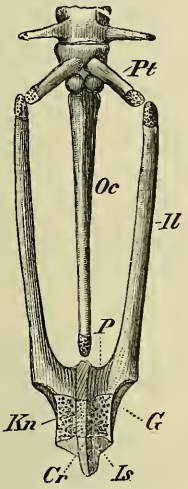


Fig. 101.

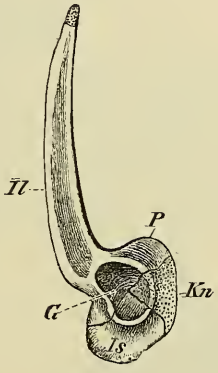


Fig. 100 et 101. — Ceinture pelvienne de la *Rana esculenta* vue par la face inférieure et de profil. *Il*, ilium ; *Is*, ischion séparé par la partie acétabulaire cartilagineuse *Kn* du pubis *P; Cr*, crête ischio-pubienne ; *G*, cavité articulaire pour le fémur ; *Oc*, coccyx ; *Pt*, apophyse transverse de la vertèbre sacrée.

Urodèles, sont comprimées latéralement de manière à constituer un disque vertical médian. Le cartilage *Kn* correspond incontestablement à la *partie acétabulaire*.

La persistance du *pubis* dans la ceinture pelvienne des Amphibiens n'est appuyée, jusqu'à présent, sur aucune donnée positive, cependant certaines découvertes paléontologiques tendraient à montrer que cet os, que l'on trouve encore dans les formes fossiles, a disparu dans le cours des temps.

Reptiles.

Les différentes parties du bassin sont toujours nettement différenciées et leur ossification est très prononcée. Les pubis sont le plus sou-

(1) Le cartilage marsupial n'existe pas chez tous les Urodèles; c'est ainsi qu'il fait défaut aux *Spelerpes*, *Proteus*, etc.

vent dirigés obliquement en avant et en dedans, de sorte qu'il existe entre eux et l'ischion une très large ouverture (*foramen cordiforme*), qui est divisée en deux parties égales par un cordon membrano-cartilagineux chez les Lézards, les Crocodiles et les Tortues (fig. 102, *Kn*, *Kn'*, *B*). Chez les Tortues terrestres et d'eau douce, où les extrémités internes des pubis et des ischions viennent se réunir les unes aux autres, précisément à la place occupée par le cordon fibreux chez les Lézards, c'est-à-dire sur la ligne médiane, ce trou (*foramen obturatum*) est entouré d'os (1).

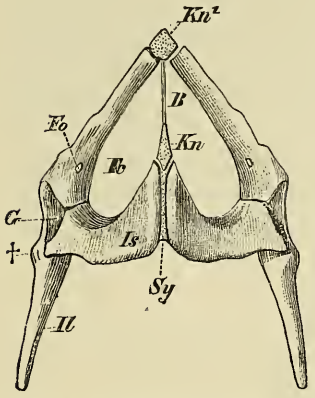
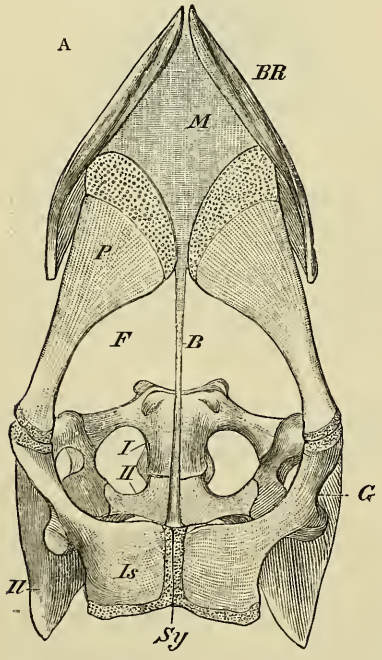


Fig. 102. — Bassin de *Lacerta muralis*. Face inférieure. *Il*, ilium ; *Is*, ischion ; *Fo*, foramen obturatum dans le pubis ; *Kn*, *Kn'*, pièces cartilagineuses reposant l'une sur la symphyse pubienne, l'autre sur la symphyse ischiatique ; *B*, cordon fibreux qui les réunit ; *Fc*, foramen cordiforme ; †, tubercule de l'ium ; *G*, cavité articulaire.

Chez les Crocodiliens nous voyons pour la première fois l'ilion présenter une large surface, en même temps qu'il fait saillie en arrière et en avant, de sorte qu'on peut y distinguer une *partie préacétabulaire* et une *partie postacétabulaire*. La première (fig. 103 B, *) n'est encore que très peu développée ici, mais dans le bassin des *Dinosauriens* et des *Oiseaux* elle est beaucoup plus grande que la postérieure (fig. 104).



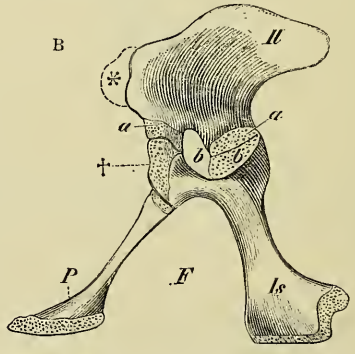


Fig. 103. — Bassin d'un jeune individu d'*Alligator lucius*. *A*, face ventrale ; *B*, face latérale. *Il*, ilium ; *Is*, ischion ; *P*, pubis ; *Sy*, symphyse ischiatique ; *F*, foramen cordiforme + foramen obturatum ; *B*, ligament fibreux entre la symphyse pubienne et la symphyse ischiatique ; †, apophyse cartilagineuse de l'apophyse ventrale acétabulaire de l'ischion, qui s'insinue entre l'apophyse *a* de l'ilium et l'apophyse du pubis ; *b*, trou dans la cavité cotyloïde, limité en arrière par les deux apophyses *a* et *b* de l'ilium et de l'ischion ; en * on voit les traces du prolongement antérieur de l'ilium si marqué chez les Dinosauriens et les Oiseaux ; *G*, cavité articulaire pour le fémur ; *I* et *II*, première et deuxième vertèbre sacrée ; *M*, membrane fibreuse étendue entre l'extrémité antérieure des deux pubis et la dernière paire de côtes *BR*.

(1) Les *Scinques* possèdent des rudiments de l'ilion, les *Tortricines*, *Typhlopides* et *Ptéropodes* des rudiments de pubis.

Le pubis des *Crocodiliens*, encore transversal chez l'embryon, est plus tard dirigé tout à fait obliquement en avant et écarté de la cavité cotyloïde par la partie acétabulaire (fig. 103 B, †). La cavité cotyloïde est percée d'un trou, qui est comblé par du tissu fibreux.

Oiseaux.

Ici, le *pubis* long et grêle, au lieu d'être dirigé en avant comme chez les Crocodiliens, est dirigé obliquement en arrière, parallèlement à l'ischion et à la portion postacétabulaire de l'ilion, mais il n'arrive que gra-

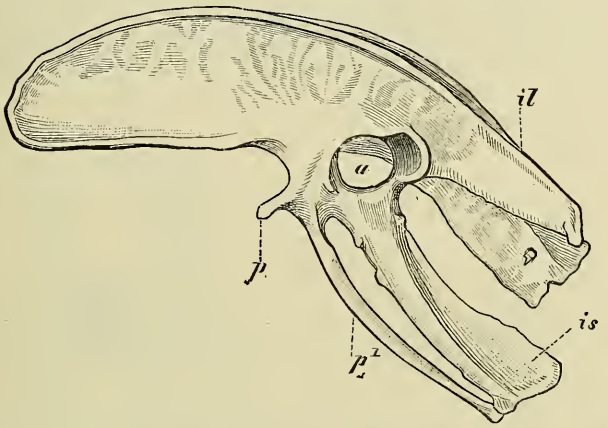


Fig. 104. — Bassin de l'*Apteryx australis*, vu en profil (d'après MARSH). *il*, ilium ; *is*, ischion ; p^1, pubis ; *Sp*, épine iliaque ; *a*, cavité cotyloïde.

duellement pendant la période embryonnaire à cette position, car primitivement pubis et ischion sont perpendiculaires à l'ilion comme chez les Sauriens récents et fossiles.

Les trois parties principales du bassin des Oiseaux sont au début complètement distinctes les unes des autres, mais plus tard, après que l'ossification a commencé à se montrer, elles se fusionnent en une masse commune. La partie, que l'on désignait jusqu'à présent sous le nom de *partie acétabulaire*, augmente graduellement de grosseur, et par conséquent il n'est pas possible de la considérer, comme on pouvait l'espérer, comme un organe rudimentaire. Génétiquement, cette partie appartient à la portion de l'ilion qui contribue à la formation de la cavité cotyloïde ; son ossification dépend de celle de cette dernière. Cette *épine iliaque* est par conséquent une formation secondaire, qui n'est pas héritée des Reptiles et qui apparaît pour la première fois chez les Oiseaux (Mehnert).

Mammifères.

Les quatre pièces principales du bassin restent longtemps séparées par des zones cartilagineuses, mais plus tard elles finissent par former une masse unique. Le pubis joue toujours comparativement aux autres os un rôle secondaire dans la formation de la cavité cotyloïde ; il peut même n'avoir aucun rapport avec elle. L'angle que forme l'axe de l'ilium

avec l'axe du sacrum devient de plus en plus aigu depuis les *Monotrèmes* jusqu'aux *Rongeurs*.

Le type primitif d'une *symphyse ischiatique* et d'une *symphyse pubienne* se rencontre encore chez les *Marsupiaux*, beaucoup de *Rongeurs*, d'*Insectivores* et d'*Ongulés*. Chez certains *Insectivores*, chez les *Carnivores* et surtout chez les types supérieurs, chez les *Primates*, il tend de plus en plus à ne plus y avoir qu'une seule symphyse, la symphyse pubienne. Dans aucun groupe de Mammifères on ne trouve d'aussi grandes variations dans la conformation de la ceinture pelvienne que dans celui des *Insectivores*. Le trou obturateur est toujours entouré d'os (1).

Chez les *Monotrèmes*, les *Prosimiens* et les *Chauves-souris*, la *partie acétabulaire* n'existe point, mais on la trouve chez de nombreux représentants de tous les autres groupes principaux des Mammifères. C'est chez la Taupe qu'elle est relativement le

Fig. 105.

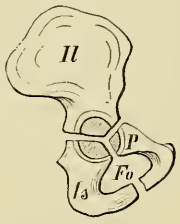


Fig. 106.

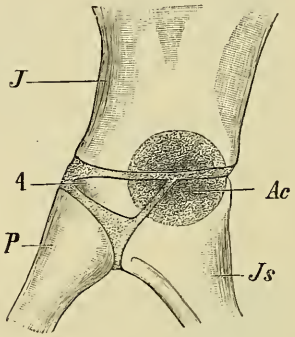


Fig. 105. — Bassin de l'*Homme*. Moitié droite vue par la face externe. Les trois os du bassin, l'ilium *Il*, l'ischion *Is* et le pubis *P*, sont encore séparés au niveau de la cavité cotyloïde ; *Fo*, trou obturateur.
Fig. 106. — Rapports de l'os cotyloïdien avec les autres os du bassin chez les Mammifères. *Ac*, cavité cotyloïde ; *A*, os cotyloïdien ; *Il*, ilium ; *Is*, ischion ; *P*, pubis.

plus développée, où elle sépare le pubis et l'ilion de la cavité cotyloïde. L'ischion concourt toujours à la formation de celle-ci. Chez les individus âgés la partie acétabulaire peut se fusionner avec chacun des trois autres os du bassin, par exemple avec le pubis chez l'*Homme* et les *Marsupiaux*. Chez tous les *Pinnipèdes* les quatre os du bassin concourent à la formation de la cavité cotyloïde.

L'*os cotyloïdien* (os acetabuli) apparaît toujours plus tard que les autres éléments du bassin et s'ossifie également plus tard.

Chez les *Monotrèmes* et les *Marsupiaux* des deux sexes, sur le bord antérieur de l'arcade pubienne s'élèvent à droite et à gauche de la ligne médiane deux os dirigés en ligne droite ou obliquement en avant, auxquels on donne le nom d'os MARSUPIAUX. Il est impossible actuellement de

(1) La disparition des membres postérieurs exerce naturellement aussi une influence sur la ceinture pelvienne ; c'est ainsi par exemple que celle-ci est réduite chez les *Cétacés* à deux os enfoncés dans les téguments, qui ne sont réunis ni entre eux ni avec la colonne vertébrale, et que l'on doit considérer comme un pubis et un ischion rudimentaires. Les *Balénides* possèdent en outre un rudiment de fémur (*Balaenoptera* et *Megaptera*, et les *Balaena* un rudiment de tibia. Les *Célodontes* ne présentent aucune trace de ces deux derniers os.

déterminer avec certitude leur signification morphologique; nous rappellerons seulement encore une fois ici le cartilage impair du *bassin des Dipnoïques* et des *Amphibiens*, c'est-à-dire le *cartilage épipubien*. Les rapports des os marsupiaux avec le *muscle pyramidal* seront décrits dans le chapitre consacré à la myologie.

Avant de quitter la ceinture pelvienne, faisons remarquer encore que, pas plus que la ceinture scapulaire, elle n'est rattachée à un segment déterminé du corps, mais que toutes deux sont sujettes aux déplacements les plus variés, soit dans le cours de la phylogénie, soit dans le cours de l'ontogénie.

Extrémités libres.

Poissons et Dipnoïques.

La *nageoire pectorale* est unie ordinairement chez les Sélaciens avec la ceinture scapulaire par trois pièces cartilagineuses, qui doivent être considérées comme formées par un grand nombre de rayons. A ces trois pièces basilaires, auxquelles on donne les noms de *propterygium*, *mésoptérygium* et *métaptérygium*, s'ajoutent d'autres petites pièces cartilagineuses, disposées en mosaïque, fortement unies entre elles par du tissu conjonctif. A la périphérie se rangent les *filaments cornés*, dont il a déjà été question, qui contribuent puissamment (avec la peau) à agrandir la surface de la nageoire.

De ces trois pièces basilaires le *métaptérygium*, qui apparaît le premier dans l'embryon, joue le rôle principal, et forme, avec les pièces cartilagineuses, situées dans son prolongement, le *rayon principal* de la nageoire, d'où partent les *rayons secondaires* essentiellement d'un *seul* côté (*type de nageoire unisériée*); dans quelques cas seulement on observe aussi quelques traces de rayons du côté opposé (*type de nageoire bisériée*). Ce dernier type est caractéristique chez les Dipnoïques, et en particulier chez le *Ceratodus* où les atrophies ne sont pas encore aussi prononcées que chez le *Protopterus* (voy. page 67) et le *Lépidosiren*. Le Ceratodus présente une conformation régulièrement bisériée, aussi bien dans la nageoire antérieure que dans la nageoire postérieure. Dans l'une comme dans l'autre on distingue un *rayon principal* ou médian, formé d'articles cartilagineux, portant à gauche et à droite un grand nombre de rayons secondaires également segmentés, sans que cependant la symétrie soit strictement observée. L'organe tout entier a l'aspect d'une plume et la comparaison est d'autant plus frappante qu'il vient s'y ajouter à la

périphérie un grand nombre de filaments cornés pressés les uns contre les autres (fig. 108). Le segment supérieur (basilaire) du rayon principal, qui ne porte pas de rayons secondaires, est articulé avec la ceinture scapulaire et correspond certainement à une des trois pièces basilaires de la nageoire des Sélaciens, mais il n'est pas possible de décider actuellement si c'est au mésoptérygium ou au métaptérygium.

Les recherches récentes ont mis hors de doute que le *type unisérié de la nageoire des Sélaciens doit être considéré comme primitif; néanmoins il est excessivement probable que les nageoires paires des Sélaciens*

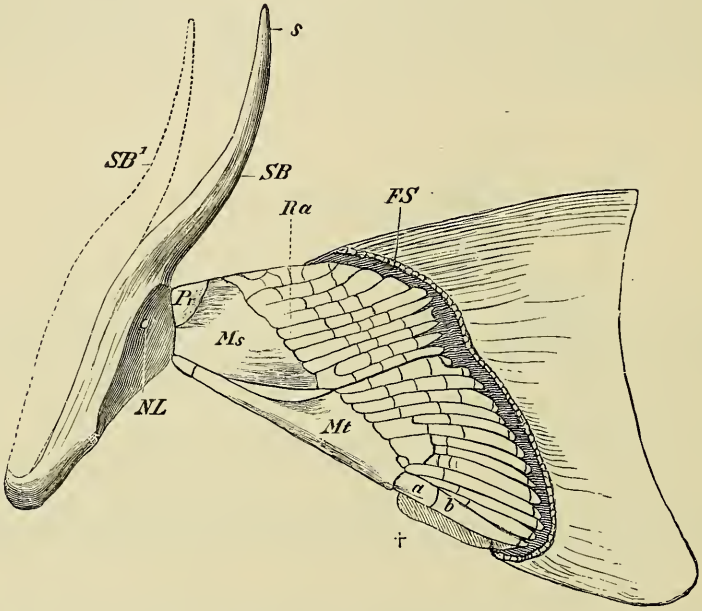


Fig. 107. — Ceinture scapulaire et nageoire pectorale d'*Heptanchus*. *SB*, *SB*^{1}, ceinture scapulaire percée d'un trou en *NL*; *Pr*, *Ms*, *Mt*, les trois pièces basilaires de la nageoire, proptérygium, mésoptérygium et métaptérygium ; *Ra*, rayons cartilagineux ; *a*, *b*, rayon principal de la nageoire situé dans l'axe du métaptérygium ; †, rayon situé en deçà de ce dernier (indice du type bisérié) ; *Fs*, filaments cornés coupés.

et des Dipnoïques se sont développées indépendamment l'une de l'autre et dérivent d'un type commun analogue à celui que nous montrent les Chimères actuelles (1).

Quant à la *nageoire abdominale* des *Sélaciens*, elle ressemble à l'antérieure, mais elle reste à un degré de développement moins avancé, qui se manifeste surtout par une réduction dans le nombre des segments basilaires.

Le *mésoptérygium* ne se développe plus; le *proptérygium* est éga-

(1) Il serait très à désirer pour la solution définitive de cette question que Caldwell ne nous fît pas trop attendre l'histoire qu'il projette du développement du *Ceratodus*.

lement plus ou moins rudimentaire ou peut même faire complètement défaut (*Chimères*), de sorte que le *métaptérygium* est appelé, aussi bien qu'à l'extrémité antérieure, à jouer le rôle principal et est fréquemment la seule qui persiste des trois pièces basilaires.

A l'extrémité distale du métaptérygium et dans son prolongement axial s'ajoute un certain nombre de pièces cartilagineuses, appelées *appendices basilaires*, qui chez le *mâle* jouent le rôle d'*organes d'accouplement*. Chez les *Chimères* cet appareil a une conformation plus simple que chez beaucoup de *Squales* et de *Raies;* il est composé de trois stylets distincts, dont deux constituent le prolongement postérieur direct de la pièce basilaire du métaptérygium. Chacune de ces deux pièces présente sur sa face interne une gouttière qui est transformée en canal par une troisième pièce aplatie. Chez la femelle à la place de cet appareil compliqué il existe seulement à l'extrémité postérieure du métaptérygium une tige cartilagineuse grêle.

Chez les Ganoïdes, et encore plus chez les Téléostéens, le squelette des nageoires, qui dérive essentiellement de celui des Sélaciens, subit une réduction considérable; par suite de l'apparition d'éléments osseux on y distingue un squelette *primaire* et un squelette *secondaire*.

Les trois pièces basilaires de la nageoire des Sélaciens ne se rencontrent plus parmi les *Ganoïdes* que chez le *Polyptère*, mais deux d'entre elles seulement, le *proptérygium* et le *métaptérygium*, sont articulées avec la ceinture scapulaire, la troisième, le *mésopterygium*, n'a aucune connexion avec cette dernière.

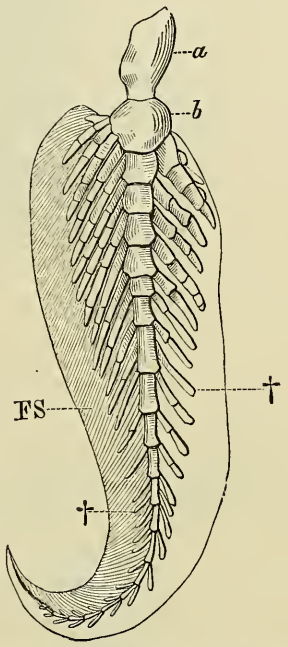


Fig. 108. — Nageoire pectorale du *Ceratodus Forsteri*. *a*, *b*, les deux premiers articles du rayon axial; ††, rayons accessoires; *FS*, filaments carrés, qui n'ont persisté que sur un seul côté.

Quant à la *nageoire abdominale* des *Ganoïdes cartilagineux* il est difficile de décider si elle est atrophiée ou si elle présente encore une disposition très primitive. En premier lieu les deux nageoires ne sont pas réunies sur la ligne médiane; mais ce qui est plus important c'est que dans la plupart des formes, par exemple chez le *Polyodon folium* (fig. 109), *le métaptérygium est décomposé en un grand nombre de pièces distinctes*. Ce fait est très remarquable, rapproché de cet autre fait que l'ébauche primitive des membres est segmentée (comp. page 94); rappelons aussi, comme nous l'avons indiqué plus haut, que les pièces basilaires de la nageoire des Sélaciens doivent être considérées ontogénétiquement comme produites par la fusion de petits rayons. Tout ceci indique manifestement une disposition primitive.

Chez les *Téléostéens* la réduction est portée très loin dans la nageoire pectorale aussi bien que dans la nageoire abdominale, néanmoins, comme

le prouve l'embryologie, on retrouve au fond le même plan de structure. Je ne puis entrer ici dans les détails et je renverrai à mon Traité d'anatomie comparée des Vertébrés.

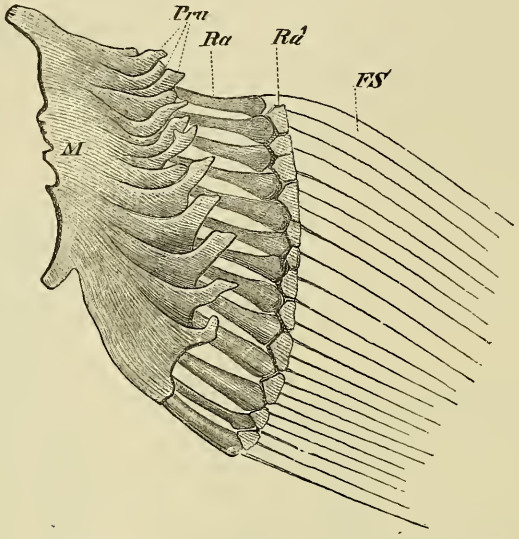


Fig. 109. — Extrémité postérieure droite du *Polyodon folium* (face supérieure. Individu jeune). *M*, métaptérygium ; *Pru*, apophyses uncinées (apophyses iliaques, THACHER, MIVART, DAVIDOFF) ; *Ra*, *Ra*¹, rayons de premier et de deuxième ordre ; *FS*, rayons de la nageoire.

Considérations générales sur les membres des Vertébrés supérieurs.

Autant il est facile de ramener le squelette de la nageoire de tous les principaux groupes de Poissons à un type fondamental, autant il paraît difficile d'y rattacher les membres des *Amphibiens*. Il semble exister entre eux un abîme profond déterminé par la différence des conditions d'existence, et nous aurons à nous poser la question de savoir comment le membre d'un Vertébré respirant dans l'air et destiné à se mouvoir sur la terre a pu dériver de la nageoire, qui est adaptée à un milieu liquide.

Pour résoudre cette question les découvertes paléontologiques ne nous fournissent aucun point de repère, c'est-à-dire aucune forme intermédiaire, de sorte que force nous est de nous tourner vers des explications d'un autre ordre, et d'avoir recours aux hypothèses. D'abord nous devons partir de ce fait que le *levier à un seul bras*, tel que nous le représente la nageoire et qui suffit complètement pour faire progresser le corps dans un milieu liquide, a dû graduellement se transformer en un système de *leviers à plusieurs bras*, lorsque l'Amphibien primitif commença à vivre sur la terre.

En d'autres termes, lorsqu'il ne s'est plus agi seulement de pousser simplement le corps en avant, mais qu'*il a fallu le soulever en même temps au-dessus du sol*, les pièces squelettiques encore unies d'une façon rigide dans la nageoire ont dû graduellement se séparer, former entre elles un angle (*genou, coude*) et présenter des articulations réci-

Fig. 110.

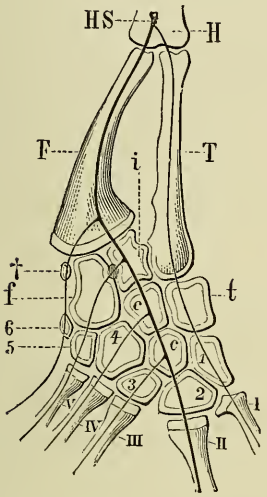


Fig. 110. — Extrémité postérieure du *Ranodon sibiricus*. *H*, humérus; *HS*, rayon principal ; *F*, péroné ; *T*, tibia ; *i*, intermédiaire ; *t*, tibial ; *f*, péronéal ; *c*, *c*, les deux centraux ; 1—6, premier à sixième tarsal ; †, indices d'un sixième rayon dans la rangée proximale du tarse ; *I*—*V*, les cinq métatarsiens.

Fig. 111. — Schéma des rapports des membres avec le tronc chez les Poissons (A) et chez les Vertébrés supérieurs (B). *S*, ceinture scapulaire ; *Mt*, métaptérygium, qui correspond au rayon principal cubital (*Ul*) ; *Rd*, rayon accessoire radial.

Fig. 112. — Avant-bras droit, carpe et main de la *Salamandra maculata* (face supérieure). *R*, radius ; *U*, cubitus ; *r*, radial ; *u*, *i*, intermédio-cubital ; *c*, central ; 1—4, premier à quatrième carpal ; *Mc*, *Mc*, métacarpe ; *Ph*, phalanges ; *I*—*IV*, premier à quatrième doigt.

Fig. 111.

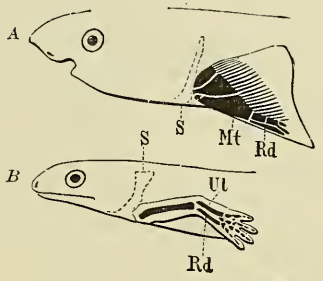
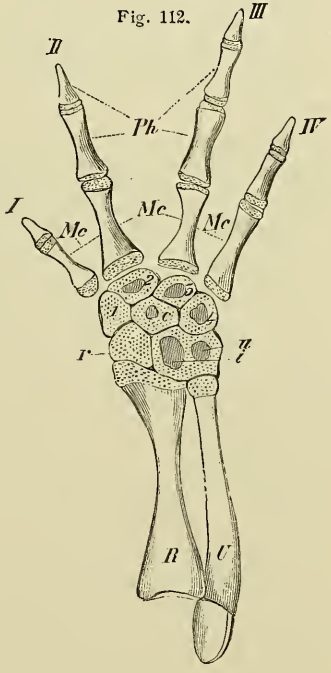


Fig. 112.



proques dans la direction proximo-distale. En même temps le membre a dû progressivement changer sa position horizontale pour une position telle que l'angle qu'il forme avec le plan médian du tronc devienne de plus en plus petit, jusqu'à ce que finalement son axe longitudinal soit, comme chez les Mammifères, parallèle à ce plan dans la position de repos. Dans les types supérieurs c'est surtout le membre *postérieur*, chez l'Homme le membre *inférieur*, qui s'est transformé de la sorte, tandis

que le membre antérieur subit les modifications et les adaptations les plus variées ; il peut en effet devenir, suivant les circonstances, un *organe du toucher*, un *organe de préhension*, un *organe du vol*, ou même redevenir, chez les Mammifères qui vivent dans l'eau douce, un *organe de natation*.

De sorte qu'on peut retrouver, comme pour les Poissons, un *type fondamental* dans le squelette des membres de tous les autres Vertébrés ; on peut même démontrer que le plan de structure de la nageoire primitive des Poissons, caractérisée par la présence d'un *rayon principal* et de *rayons secondaires*, se retrouve aussi chez les *Amphibiens* et les *Amniotes*. Un coup d'œil sur les figures 110 et 111 confirme ce que nous venons d'avancer. Nous y voyons une ligne *HS* tracée de *H* en *II* à travers *F*, *i*, *c*, *c*, 2. Elle représente le *rayon principal*, d'où part déjà très haut (en *H*) un rayon secondaire, qui se dirige en *I*, en passant par *T*, *t*, et 1. Une seconde série de rayons secondaires se détache du rayon principal du côté opposé.

On retrouverait aussi ici encore le type *bisérié*, mais rien n'autorise à le considérer comme la *disposition primitive*.

Outre que les Urodèles actuels ne se rattachent certainement pas directement aux Dipnoïques par la conformation de leurs membres, l'embryologie s'y oppose en effet formellement. Dans les premières phases embryonnaires on ne distingue absolument rien qui ressemble à un rayon principal donnant naissance à des rayons secondaires, ce n'est que relativement tard que cette disposition se montre, et doit par conséquent être considérée comme une acquisition ultérieure.

Quant à la forme et à la position des différentes pièces, l'homologie est complète dans les membres antérieurs et dans les membres postérieurs. Toujours on observe une division en quatre régions appelées dans le premier cas *bras*, *avant-bras*, *carpe* et *main*, dans le second *cuisse*, *jambe*, *tarse* et *pied*. L'os du bras ou de la cuisse, qui correspond au *métaptérygium*, est toujours impair ; au contraire l'avant-bras et la jambe présentent chacun deux os, le *radius* et le *cubitus*, le *tibia* et le *péroné*. La main et le pied se divisent également en deux parties, le *métacarpe* et le *métatarse* et les *doigts* ou *orteils* composés de *phalanges*.

Les deux régions supérieures (proximales), ainsi que la région inférieure (distale) des membres, sont formées d'os cylindriques plus ou moins longs, qui par suite de leurs rapports essentiellement semblables dans toute la série des Vertébrés présentent moins d'intérêt que le *squelette de la main* et le *squelette du pied*. Néanmoins on peut établir aussi pour ceux-ci un type fondamental commun. Ils représentent toujours, en effet, un assemblage de petits cartilages ou de petits os groupés tous autour d'un *os central*, qui parfois est double. Trois de ces pièces sont proximales, les autres en nombre variable (4 à 6) sont distales. Les premières sont appelées, à cause de leurs rapports avec les os de l'avant-bras ou de la jambe, *radial* (scaphoïde) ou *tibial* (astragale), *cubital*

(pyramidal) ou *péronéal* (calcanéum) ; les autres, premier, deuxième.... sixième *carpal* ou *tarsal*, comptés à partir du côté radial ou du côté tibial (fig. 110 et 112).

Amphibiens.

Les membres postérieurs et antérieurs des Urodèles ont une conformation qui se rapproche plus ou moins du type fondamental que nous venons de décrire (1); chez les Anoures il y a *fusion du radius* et du *cubitus* et disparition de l'*intermédiaire* au carpe. Ce dernier ne se retrouve pas non plus dans le tarse. Ici la rangée proximale n'est formée que de deux os de forme cylindrique, souvent réunis par une enveloppe cartilagineuse commune. L'un correspond au *tibial* (*astragale*), l'autre au *péronéal* (*calcanéum*).

Dans la région distale du *carpe* on distingue primitivement *quatre* pièces distinctes, mais ce nombre peut diminuer par suite de coalescence ultérieure. Dans quelques cas rares il existe encore un *cinquième carpal*. Ce que l'on a décrit jusqu'ici comme tel chez tous les Anoures correspond, suivant Howes, à un « *central postaxial* ». Mais comme il existe toujours un « *central préaxial* », le scaphoïde des auteurs (2), les *Anoures paraissent être le seul ordre actuel caractérisé par la présence d'un double central* (Howes).

Dans la rangée distale du tarse le 2^{e} et le 3^{e} *tarsal* sont les éléments les plus constants, cependant ils peuvent aussi se fusionner l'un avec l'autre. Le 4^{e} et le 5^{e} *tarsal* sont ordinairement remplacés par une masse ligamenteuse; chez les *Discoglossides* le 4^{e} tarsal est encore cartilagineux. Le 1er tarsal apparaît encore constamment, mais il se fusionne fréquemment plus tard avec l'élément que les auteurs désignent sous le nom de *scaphoïde*. Ce dernier correspond, comme Howes l'a démontré de la manière la plus convaincante, à un *central* et celui-ci n'a rien à faire avec le *rayon du praehallux*, qui existe chez tous les Anoures au côté tibial du tarse, c'est-à-dire avec le « sixième orteil » (formé de un à quatre segments).

Les os du métatarse et les phalanges, entre lesquelles est tendue la *membrane interdigitale*, sont chez les Anoures très longs et grêles. L'os de la cuisse ainsi que l'os de la jambe (composé de deux os fusionnés ensemble) sont excessivement longs et montrent que ces animaux progressent en sautillant. L'ossification du squelette des membres est en général beaucoup plus prononcée chez les *Anoures* que chez les *Urodèles*, où l'on rencontre encore beaucoup d'éléments cartilagineux.

(1) Cela n'empêche pas qu'il puisse survenir, comme c'est aussi le cas pour les *Anoures*, de nombreuses soudures secondaires entre les différentes pièces du carpe ou du tarse. L'extrémité antérieure ne possède en général que quatre doigts ; mais certains indices portent à penser qu'elle en possédait jadis cinq, comme la postérieure. Le nombre des phalanges est variable.

(2) Les rapports du *scaphoïde* avec les éléments du carpe qui l'entourent sont très variables suivant les formes. Il peut même être en contact avec le radius, mais alors il s'agit toujours d'un processus secondaire.

Reptiles.

Les Tortues, dont les membres peuvent être transformés en organes de natation, ainsi que les Sauriens, se rattachent directement aux *Urodèles* par la conformation du carpe (1); ici aussi quelques indices montrent

Fig. 113.

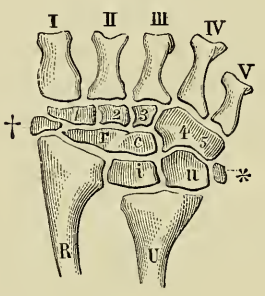


Fig. 114.

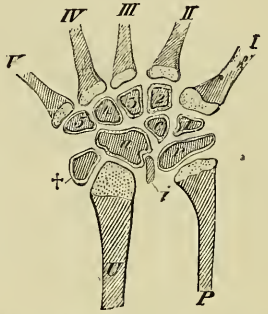


Fig. 113. — Carpe droit de l'*Emys europaea* (face supérieure). *R*, radius ; *U*, cubitus ; *r c*, radial et central soudés ; *i*, intermédiaire ; *u*, cubital ; 1—5, premier à cinquième carpal, dont le quatrième et le cinquième sont fusionnés ; † et *, os sésamoïdes sur le bord cubital et sur le bord radial (indices d'un sixième et d'un septième rayon) ; *I*— *V*, les cinq métacarpiens.

Fig. 114. — Carpe gauche du *Lacerta agilis* (face supérieure). *U*, cubitus ; *R*, radius ; *u*, cubital ; *i*, intermédiaire ; *r*, radial ; *c*, central ; 1—5, premier à cinquième carpal ; †, os sésamoïde ; *I*— *V*, les cinq métacarpiens.

que jadis il existait six doigts (*Trionyx*, *Chelonia*, *Emys*, *etc.*). Le tibia et le péroné restent toujours séparés.

Chez les Crocodiliens, où, de même que chez les *Anoures*, il n'existe aucune trace d'*intermédiaire*, on trouve dans la rangée proximale du carpe deux os en forme de sablier ; l'un plus volumineux est le *radial*, l'autre est le *cubital*. En dehors de ce dernier existent les vestiges d'un *sixième* doigt. Le *central* est, comme chez les *Anoures* et les *Mammifères*, rejeté sur le bord radial. Les pièces de la rangée distale sont bien plus petites que celles de la rangée proximale.

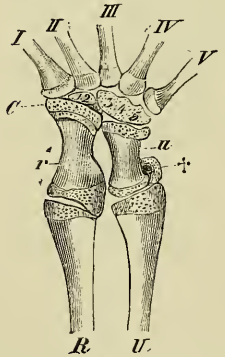


Fig. 115. — Carpe droit d'*Alligator lucius* (individu jeune), vu par la face supérieure. *R*, radius ; *U*, cubitus ; *r*, radial ; *u*, cubital ; *C*, central ; 1—5, premier à cinquième carpal non encore ossifié ; le 1er et le 2e, ainsi que le 3e, le 4e et le 5e sont soudés ; †, os sésamoïde ; *I*— *V* les cinq métacarpiens.

Un grand intérêt s'attache au squelette de la main des *Ptérosauriens*, chez lesquels le quatrième ou le cinquième (cubital) doigt était transformé en une tige plusieurs fois segmentée d'une longueur démesurée, qui servait à supporter la membrane aliforme étendue entre lui et toute la longueur du flanc de l'animal (*Pterodactylus*, *Rhamphorhynchus*, *Phyllurus*, fig. 116).

Il est remarquable que chez certaines formes de Sauriens fossiles (*Anomodontes*, *Thériodontes*) il existe sur le bord interne de l'humérus un *trou épicondylien* par où

(1) Cela s'applique en première ligne à la *Chelydra serpentina*, dont le carpe possède même encore un *central double*. Ce dernier existe d'ailleurs aussi chez l'*Hatteria* et le *Proterosaurus* fossile.

passe le *nerf médian* et l'*artère humérale* (1). Ces Reptiles du trias sont d'autant plus intéressants que la conformation des os de l'avant-bras montre qu'ils pouvaient exé-

Fig. 116. — *Pterodactylus*, d'après GOLDFUSS. Le squelette de la main a été modifié.

cuter non seulement des mouvements de flexion et d'extension, mais encore des mouvements de pronation et de supination. Il paraîtrait donc qu'ils possédaient une *main préhensile* comme certains Mammifères actuels.

Le *tarse* subit chez tous les Reptiles, principalement dans sa partie proximale, une réduction très considérable et nous conduit graduellement à la conformation typique des Oiseaux.

C'est ainsi que chez les *Tortues* (fig. 117) et chez les *Sauriens* toutes les pièces de la rangée proximale sont fusionnées en une seule masse osseuse, qui correspond chez les *Chéloniens* au *tibial*, au *péronéal* et au *central*. Chez les *Sauriens* on ne

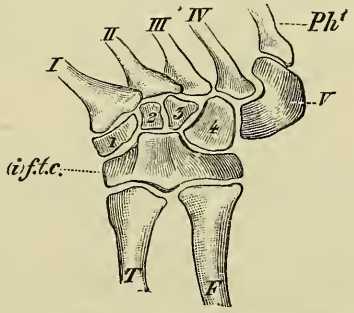


Fig. 117. — Tarse droit de l'*Emys europaea* (face supérieure). *T*, tibia ; *F*, péroné ; *(i)f.t.c*, tarsals de la première rangée fusionnés en une seule pièce (intermédiaire (?), péronéal, tibial, central) ; 1—4, premier à quatrième tarsal de la deuxième rangée ; *Ph*¹, première phalange du cinquième doigt ; *I*—*V*, les cinq métatarsiens.

(1) Il existe aussi très fréquemment chez les Reptiles actuels et fossiles sur le côté externe de l'humérus un canal spécial pour le *nerf radial*.

voit même plus de *central du tarse* pendant la période embryonnaire. Il y existe aussi les traces d'un *sixième rayon*. Quant à l'*intermédiaire* on ne sait rien de précis à son sujet.

La deuxième rangée est formée au début de trois à quatre pièces distinctes (*tarsalia*), qui peuvent se souder partiellement entre elles (*Tortues*), de sorte que les mouvements du pied ont de plus en plus lieu dans les articulations du tarse (comme chez les Oiseaux).

Chez les *Crocodiles* la rangée proximale du tarse se compose de deux os, dont l'un, désigné sous le nom d'*astragale*, correspond au *tibial*, à l'*in-*

Fig. 118.

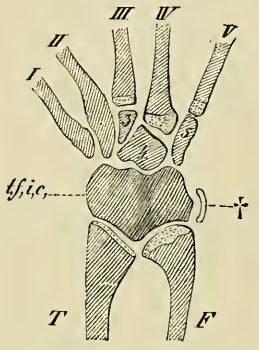


Fig. 119.

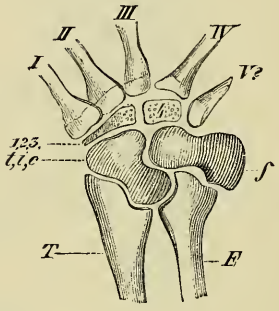


Fig. 118. — Tarse droit du *Lacerta muralis* (face supérieure). *T*, tibia ; *F*, péroné ; *t,f,i,c*, os de la première rangée correspondant au tibial, au péronéal, à l'intermédiaire et au central ; †, os sésamoïde (indice d'un sixième rayon dans le tarse des *Ascalabotes*) ; 3—5, trois tarsals de la rangée distale ; *I*— *V*, les cinq métatarsiens.

Fig. 119. — Tarse droit de *Crocodile* (face supérieure). *T*, tibia ; *F*, péroné ; *t,i,c*, tibial, intermédiaire et central formant par leur fusion l'astragale ; *f*, péronéal (calcanéum) ; 1—3, premier à troisième tarsal fusionnés ; 4, quatrième tarsal ; *I*—*IV*, les quatre premiers métacarpiens ; *V?*, cinquième tarsal ou métatarsien.

termédiaire et au *central*, l'autre, appelé *calcanéum*, au *péronéal ;* ce dernier présente ici pour la première fois à sa face postérieure une saillie (*tubercule du calcanéum*). La rangée distale est formée primitivement de quatre petits cartilages, qui se soudent plus tard partiellement entre eux.

Oiseaux.

L'extrémité antérieure des Oiseaux, en se transformant en *organe du vol*, a perdu, dans sa partie périphérique, ses caractères primitifs et a subi des réductions. L'*humérus* et l'*avant-bras* prennent par contre un développement excessif par suite de leurs rapports avec l'aile, s'allongent et acquièrent la prédominance sur le membre postérieur, qui supporte le poids du corps tout entier (fig. 120). Les *Oiseaux coureurs* font seuls exception ; l'extrémité antérieure est considérablement atrophiée.

Dans le *carpe* on trouve encore chez l'embryon *sept pièces distinctes*, parmi lesquelles encore un *central* et un *intermédiaire*. Une partie de ces pièces se fusionne plus tard avec la base des métacarpiens et finalement dans le carpe de l'Oiseau adulte il ne reste plus que deux pièces libres, le *radial* et le *cubital*.

Le *métacarpe* se compose de trois pièces qui se soudent à la base et en partie aussi à l'extrémité opposée (II et III). Il s'y ajoute des doigts rudimentaires qui ne se composent que d'un petit nombre de phalanges (fig. 120).

Les doigts armés de griffes, qui existaient chez l'Archaeopteryx à

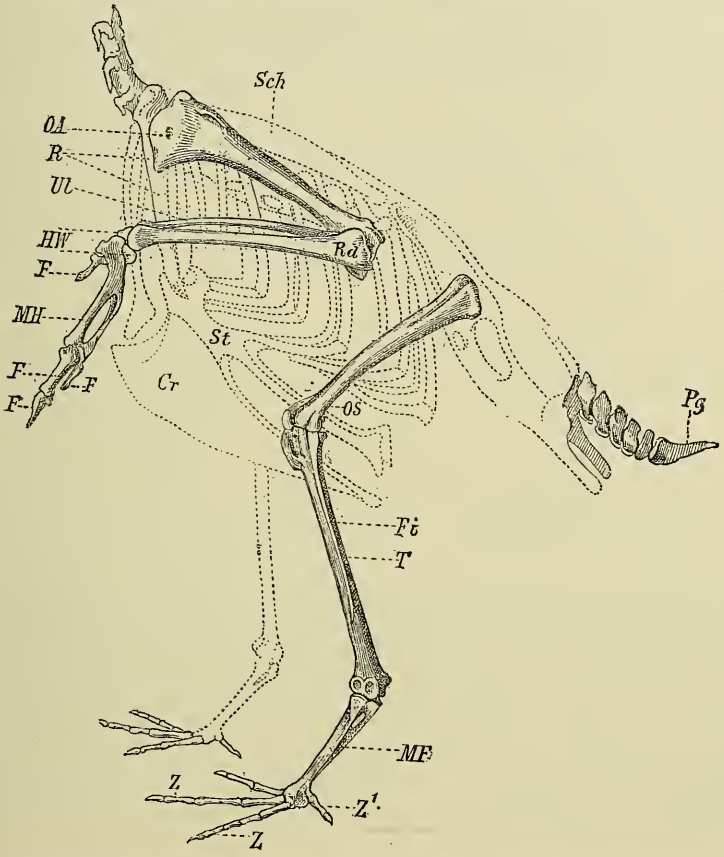


Fig. 120. — Squelette des membres et de la queue d'un Oiseau (Carinate). Le squelette du tronc est indiqué par des lignes ponctuées. *Sch*, omoplate ; *R*, coracoïde ; *St*, sternum avec le bréchet (*Cr*) ; *OA*, humérus ; *Rd*, radius ; *Ul*, cubitus ; *HW*, carpe ; *MH*, métacarpe ; *F*, phalanges ; *Os*, fémur ; *T*, tibia ; *Fi*, péroné ; *MF*, métatarse ; *Z*, *Z*¹, doigts ; *Py*, pygostyle.

l'extrémité des trois phalanges terminales, ne se rencontrent qu'exceptionnellement chez les Oiseaux actuels, par exemple chez les *Struthionides*, le *Megapodius*, etc.

Il résulte des recherches de W. K. Parker que la main de l'Oiseau présente pendant la période embryonnaire, outre les trois doigts qui persistent, l'ébauche de trois autres doigts, dont l'un doit être considéré comme « praepollex » (voir à ce sujet le paragraphe relatif à la main des Mammifères). Il est situé en dedans du premier métacarpien ; les autres sont placés du côté cubital du deuxième et du troisième métacarpien. Peut-être est-ce là l'indice d'une disposition primitive.

La réduction des os du tarse, déjà de plus en plus prononcée chez les Reptiles, atteint le maximum chez les *Oiseaux*. Chez l'embryon le *tarse* se compose encore de *trois* pièces, deux petites proximales (*tibial* et *péronéal*) et une pièce distale large, qui correspond aux cinq premiers tarsiens.

Le *tibial* et le *péronéal* se soudent plus tard avec l'extrémité distale du tibia, la pièce distale se soude avec la base des métatarsiens, *de sorte que le pied de l'Oiseau adulte ne possède plus de tarsiens distincts*. Cependant on peut dire que les mouvements du pied de l'Oiseau se produisent, comme chez les *Chéloniens* et les *Sauriens*, dans les *articulations du tarse*.

Primitivement il existe chez l'embryon *cinq* métatarsiens distincts, mais plus tard, après qu'ils se sont soudés ensemble (tarso-métatarse ou tarse des Ornithologistes), quelques rainures ou quelques fentes à l'extrémité proximale et à l'extrémité distale sont les seuls indices de leur séparation primitive.

Le nombre des doigts descend chez les Oiseaux à quatre, trois ou même, comme chez les *Autruches*, à deux.

Le *péroné* reste toujours rudimentaire; il est plus ou moins soudé avec le tibia, qui est volumineux et n'arrive jamais jusqu'au tarse.

Mammifères.

Chez les Mammifères le membre antérieur, tantôt reste à l'état de simple *organe de locomotion*, tantôt revêt un caractère physiologique tout différent et se transforme en *organe de préhension*. Cette transformation est due à ce que les os de l'avant-bras, primitivement unis solidement ensemble, deviennent graduellement mobiles, de telle sorte que le cubitus restant fixe le radius peut librement tourner autour de lui. L'axe idéal du mouvement passe par le cubitus et par l'extrémité supérieure du radius. Par suite, l'extrémité supérieure du radius tourne autour de son propre axe, tandis que son extrémité inférieure tourne autour d'un axe situé en dehors de lui. Il en résulte en outre que dans ce mouvement de rotation il ne change pas de place en haut, tandis qu'en bas il décrit un arc de cercle autour du cubitus et entraîne la main qui est articulée avec lui et qui pivote autour de son axe longitudinal. Ce mouvement, déterminé par un groupe particulier de muscles, qui a pour résultat de tourner en bas la face palmaire de la main, porte le nom de pronation; le mouvement opposé est appelé supination.

Ces mouvements commencent déjà à se manifester chez les *Marsupiaux*, mais ils n'atteignent toute leur perfection que chez les *Primates*. Il est certain que leur réalisation est en grande partie due à une différenciation de plus en plus marquée des muscles, qui s'est produite dans le cours des temps; mais cela n'explique pas la position différente que présentent les os homologues de l'avant-bras et de la jambe. A la jambe *le tibia* est situé en dedans, à l'avant-bras dans la supination le *radius* est situé en dehors. Tandis que dans le premier cas les rapports primitifs

sont conservés, dans le second ils se sont modifiés. La cause en est dans la *torsion de l'extrémité distale de l'humérus* qui se manifeste dans le cours de la phylogénie et de l'ontogénie.

Le *carpe* et le *tarse* se rapprochent surtout de ceux des *Urodèles* et des *Tortues*. Comme dans ces derniers groupes il peut y avoir soudure des différentes pièces entre elles. C'est ce qui a toujours lieu, par exemple, pour le *tibial* et l'*intermédiaire* qui forment par leur coalescence l'*astragale*, ainsi que pour le 4e et le 5e *carpien*, ainsi que pour le 4e et 5e *tarsien*, qui constituent dans le premier cas l'*os crochu* et dans le second cas le *cuboïde*. L'ébauche du *central* peut être retrouvée dans le carpe de tous les Mammifères pentadactyles, mais fréquemment il se soude déjà pendant la période fœtale avec le *radial* voisin. Tel est par exemple le cas pour le *Gorille*, le *Chim-*

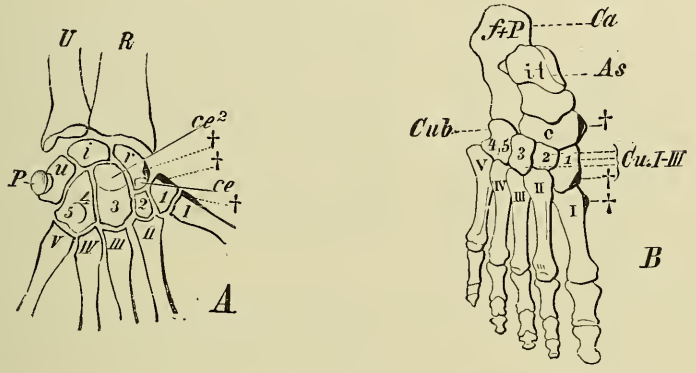


Fig. 121. — A, carpe, et B, squelette du pied de l'Homme. Le prépollex et le præhallux sont représentés schématiquement. *U*, cubitus ; *R*, radius ; *r*, radial (scaphoïde) ; *i*, intermédiaire (semi-lunaire) ; *u*, cubital (pyramidal) ; *P*, pisiforme ; *ce*, central fusionné avec le radial ; *ce²*, deuxième central (tête du grand os, troisième carpal) ; 1—5, premier à cinquième carpal (tarsal), dont le quatrième et le cinquième sont fusionnés pour former l'os unciforme (cuboïde, *Cub*) ; †, ††, †††, vestiges du prépollex et du præhallux ; 1—3, premier à troisième tarsal (premier à troisième cunéiforme, *Cu. I—III*) ; *c*, central du tarse (scaphoïde) ; *it*, intermédio-tibial ou astragale (*As*) ; *f* + *P*, pisiforme du tarse et péronéal formant par leur fusion le calcanéum (*Ca*) ; *I— V*, les cinq métacarpiens ou métatarsiens.

panzé et l'*Homme;* cependant chez ce dernier il peut quelquefois (dans 0,4 °/₀ des cas) persister pendant toute la vie. Au tarse l'os central s'est mieux conservé ; on le trouve fréquemment sur le bord interne du pied.

L'existence jadis d'un *sixième* et d'un *septième* doigt à la main et au pied des Mammifères est appuyée par de nombreux arguments empruntés à l'anatomie comparée et à l'ontogénie, et se trouve déjà indiquée par une disposition analogue que nous avons vue chez les *Amphibiens* et les *Reptiles*. L'un des « rayons » disparus était situé sur le bord cubital et sur le bord péronéal et se trouve indiqué par le *pisiforme*, (fig. 121, *P*) ; l'autre se trouvait en dedans du pouce et du gros orteil. On leur donne le nom de *praepollex* et le *praehallux* (fig. 121, ††). *La forme primitive de la main et du pied des Mammifères n'est donc pas pentadactyle, mais heptadactyle.*

Jusqu'à quel point les derniers tarsiens correspondent-ils aux carpiens, c'est encore là matière à controverse, mais seulement pour la rangée proximale avec le central simple ou double ; pour les éléments de la rangée distale les rapports sont parfaitement clairs et il suffit, pour s'en rendre compte, de jeter un coup d'œil sur la figure 121.

Une question des plus intéressantes est celle des réductions qu'ont

subies, pendant les périodes géologiques, le squelette du pied et de la main chez les *Ongulés*. On sait que ces animaux sont divisés en deux grands groupes, celui des *Artiodactyles* et celui des *Périssodactyles*. Les premiers sont *paridigités*, le *troisième* et le *quatrième* doigt prennent un développement prépondérant et reposent seuls sur le sol (fig. 122, A-F); les seconds sont *imparidigités*, un seul doigt, le *troisième*, est prépondérant (fig. 123, 1 à 6).

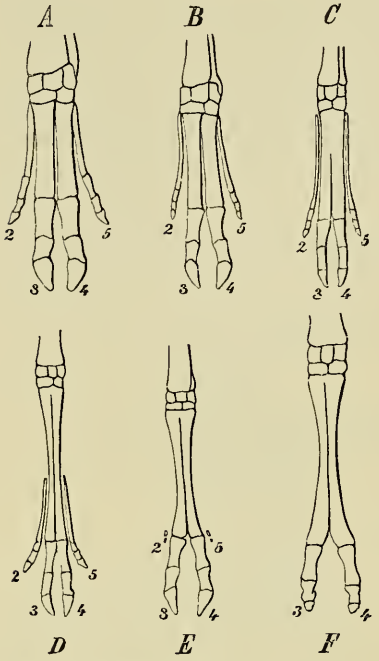


Fig. 122. — Patte antérieure *A* du *Parc*; *B*, de l'*Hyomoschus*; *C*, du *Tragulus*; *D*, du *Chevreuil*; *E*, du *Mouton*; *F*, du *Chameau*. 2—5, deuxième à cinquième doigt. (D'après GARROD.)

Un grand nombre (30) de formes de transitions tertiaires montrent *que tous les Ongulés descendent d'une seule et même forme primitive pentadactyle;* cependant les *Paridigités* et les *Imparidigités* étaient déjà nettement différenciés dès le début de l'époque tertiaire, de sorte que l'on doit chercher dans le crétacé la forme ancestrale commune, dont dérivent probablement aussi les *Proboscidiens*.

Quant aux modifications si variées, que les différences dans le mode d'existence ont entraînées dans la conformation du membre antérieur, nous ne pouvons pas les décrire ici. Nous nous bornerons à rappeler l'allongement excessif des phalanges chez les *Chauves-souris*, les extrémités fouisseuses de la *Taupe* et des *Monotrèmes*, les membres transformés en rame des *Cétacés*, le *pouce opposable*, etc. Toutes ces variations s'expliquent d'elles-mêmes, si l'on songe qu'un appareil aussi exposé que l'extrémité antérieure doit subir le

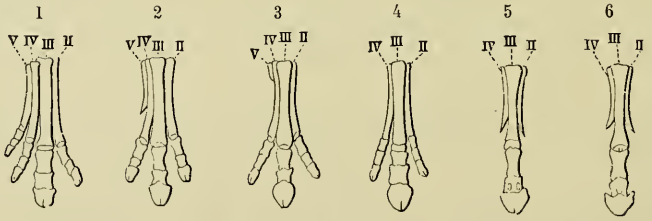


Fig. 123. — Patte antérieure des formes ancestrales du Cheval. 1, *Orohippus* (éocène); 2, *Mesohippus* (pliocène supérieur); 3, *Miohippus* (miocène); 4, *Protohippus* (pliocène supérieur); 5, *Pliohippus* (pliocène supérieur); 6, *Equus*. *II—V*, doigts.

premier choc dans la lutte pour l'existence, de sorte que les conditions extérieures ambiantes doivent exercer sur lui une action modificatrice puissante.

Le *péroné* ne joue, chez les Mammifères, dans l'extrémité postérieure qu'un rôle secondaire comparé au *tibia*, et la cuisse est fréquemment plus courte que la jambe.

La ROTULE, située en avant de l'articulation du genou, se rencontre déjà chez certains *Sauriens*, par exemple chez le *Varanus* et aussi chez les *Oiseaux*, où elle est déjà très répandue. Elle est très développée, par exemple, chez les Pingouins. Chez les Mammifères elle ne fait défaut qu'aux *Cétacés*, aux *Sirènes*, aux *Chiroptères* et à quelques *Marsupiaux*. Partout où elle existe, elle n'a aucun rapport génétique avec les os de la cuisse et de la jambe; elle n'est donc pas, comme on l'admettait autrefois, homologue à l'*olécrane* du cubitus. C'est un *véritable os sésamoïde*, qui s'est développé par suite du frottement du tendon du triceps fémoral sur la capsule de l'articulation du genou.

Bibliographie.

K. Bardeleben. *Das os intermedium tarsi der Säugethiere.* Zool. Anz. 6e année. 1883.

Id. *Beiträge zur Morphologie des Hand- und Fussskeletes.* Sitz.-Ber. d. Jen. Gesellsch. f. Medic. und Naturw. 1885.

Id. *Ueber neue Bestandtheile der Hand- und Fusswurzel der Säugethiere, sowie das Vorkommen von Rudimenten « überzähliger » Finger und Zehen beim Menschen.* Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. T. XIX. Nouv. suite. XII. Suppl. Fasc. III. 1886.

G. Baur. *Bemerkungen über den Astragalus und das Intermedium der Säugethiere.* Morphol. Jahrb. T. XI, 1885. Voyez aussi les nombreux mémoires de cet auteur dans le *Zoologischer Anzeiger* et l'*Anatomischer Anzeiger*, depuis 1883 jusqu'à aujourd'hui.

Id. *Beiträge zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Vertebraten.* 1re partie. *Batrachia.* Jena, 1888.

J. F. van Bemmelen. *Over den oorsprong van de voorste ledematen en de tongspieren bij Reptilien.* Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Afdeeling Natuurkunde. Zitting van 30 Juni 1888.

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier.* Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel. T. V. 1er fasc. 1886.

C. Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere : Schultergürtel der Wirbelthiere. Carpus und Tartus und Brustflosse der Fische.* Leipzig. 1864-1865.

Id. *Ueber das Archipterygium.* Jen. Zeitschr. T. VII.

A. Götte. *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere : Brustbein und Schultergürtel.* Arch. f. mikr. Anat. T, XIV. 1877.

Id. *Ueber Entwicklung und Regeneration des Gliedmassenskelets der Molche.* Leipzig, 1879.

C. K. Hoffmann. *Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Amphibien und Reptilien.* Niederl. Archiv für Zool. T. III.

G. B. Howes. *On the Skeleton and Affinities of the paired fins of Ceratodus with observations upon those of the Elasmobranchii.* Proceed. Zool. Soc. London, 1887.

G. B. Howes et R. Ridewood. *On the Carpus and Tarsus of the Anura.* Proceed. Zool. Soc. London, 1888.

J. Kollmann. *Handskelet und Hyperdactylie.* Anat. Anz. 3e année, 1888.

H. Leboucq. *Résumé d'un mémoire sur la morphologie du carpe chez les Mammifères.* Bull. de l'Académie roy. de médecine de Belgique. 3 sér. T. XVIII.

Id. *Recherches sur la morphologie du carpe chez les Mammifères.* Arch. de Biol. T. V. 1884.

E. Mehnert. *Untersuchungen über die Entwicklung des Os pelvis der Vögel.* Morphol. Jahrb. T. XIII. 1887.

E. Rosenberg. *Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale Carpi des Menschen.* Morph. Jahrb. T. I. 1876.

J. Th. Thacher. *Median and paired fins, etc.* Transactions of the Connecticut Academy III. 1877.

R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergl. Anat. der Salamandrinen.* Genua, 1875.

Id. *Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien.* Morph. Jahrb. T. II et III.

CHAPITRE TROISIÈME

MYOLOGIE

Les muscles se divisent d'après leurs caractères histologiques en deux groupes, les *muscles lisses*, les muscles *striés*. Les premiers sont phylogéniquement plus anciens et ont précédé les derniers (1).

Les fibres musculaires lisses ou de la vie organiques chez les Vertébrés se rencontrent principalement dans les *viscères*, dans la *peau*, dans l'*appareil génito-urinaire* et dans les *vaisseaux;* elles sont soustraites à l'action de la volonté. Les muscles striés ou de la vie animale sont presque sans exception sous la dépendance de la volonté ; ils se trouvent surtout dans les *parois du corps* et dans l'*appareil de la locomotion*.

Dans ce chapitre il ne sera question que des muscles striés. En se basant sur l'embryologie on peut les diviser de la façon suivante :

I. Muscles pariétaux dérivant des somites.
- a) *Muscles du tronc* et *muscle coraco-hyoïdien* (sterno-hyoïdien) des Poissons avec ses dérivés chez les Vertébrés supérieurs.
- b) *Muscles des membres.*
- c) *Muscles du globe de l'œil.*

II. Muscles viscéraux dérivant des lames latérales.
- *Muscles de la tête* à l'exception des groupes de muscles *a*) et *c*).

(1) D'après des recherches récentes les muscles striés de tous les Vertébrés, que l'on a examinés jusqu'ici, se partagent au point de vue histologique et physiologique en deux groupes. Les uns sont *blancs* ou *rouge pâle* et ne *renferment que peu de noyaux*, les autres sont *rouge foncé*, riches en hémoglobine et contiennent *beaucoup de noyaux*. Les muscles blancs se contractent rapidement, les muscles rouges se contractent lentement ; les premiers se fatiguent plus vite que les seconds. Dans tous les muscles que l'on a examinés avec soin, ces deux sortes de faisceaux musculaires sont mélangés d'une façon très régulière ; c'est ce que l'on observe par exemple très nettement dans le triceps brachial du lapin. Certains muscles renferment surtout des faisceaux blancs, certains autres des faisceaux rouges ; il en résulte des différences dans la force et la durée de leur contraction. Les muscles rouges paraissent être doués d'une certaine tonicité permanente ; il n'en serait pas de même des muscles blancs.

Tous ces muscles ont en général des connexions étroites avec le squelette, sur lequel ils s'insèrent à l'aide de tendons. On peut les appeler MUSCLES DU SQUELETTE pour les distinguer d'un autre système de muscles, auxquels à cause de leur situation superficielle, on donne le nom de MUSCLES CUTANÉS.

Les muscles, sous leur forme la plus simple, présentent toujours une *tête* ou *origine* (*origo*), un *ventre* et une *terminaison* (*insertio*). Les muscles du tronc sont ordinairement plats ; ceux des membres généralement allongés, cylindriques ou prismatiques. Mais les muscles peuvent aussi revêtir les formes les plus variables, c'est ainsi qu'il y a des muscles *à plusieurs têtes* ou *chefs*, des muscles *digastriques*, des muscles *semi-penniformes*, des muscles *penniformes*, des muscles *digités*, etc. Dans ces différents cas les rapports des fibres musculaires avec les tendons sont naturellement très variables.

Tous les muscles sont entourés par des gaines fibreuses ou *fascias*, et par leur intermédiaire sont plus ou moins intimement unis aussi bien entre eux (*ligaments intermusculaires*) qu'avec les téguments et le squelette. Ces fascias sont plus ou moins des produits des muscles, et en tant qu'*aponévroses* ils remplacent des parties du squelette.

Dans tous les points où se produisent des frottements, il peut se développer dans les muscles ou dans les tendons des ossifications (*os sésamoïdes*).

La formation de plusieurs muscles aux dépens d'un substratum donné peut avoir lieu de plusieurs manières : 1° *par division du muscle primitif en une partie proximale et une partie distale* (*apparition d'un tendon intermédiaire*), 2° *par décomposition d'une masse musculaire en couches distinctes*, 3° *par division d'un muscle suivant la longueur*, 4° *par fusion de deux muscles primitivement distincts et indépendants l'un de l'autre par leur innervation*. Il va de soi que dans ce dernier cas le nombre des muscles se trouve diminué.

Par suite de changement dans son origine et sa terminaison un muscle peut subir dans sa forme et sa position des modifications et des transformations très considérables. Si un muscle cesse d'avoir une action utile, ou bien ce qui en reste vient renforcer un muscle voisin, ou bien il disparaît sans laisser de traces.

Dans l'embryon les différents groupes de muscles, par exemple le fléchisseur superficiel et le fléchisseur profond des doigts ou les muscles masticateurs, ne sont pas encore distincts les uns des autres et forment un blastème commun (mésodermique), dont la division n'a lieu que dans une phase évolutive postérieure par suite du développement de cloisons conjonctives. C'est à partir de ce moment seulement que les muscles se différencient. Cette individualisation devient de plus en plus marquée à mesure qu'ils fonctionnent, c'est-à-dire dans la période postembryonnaire. On voit également disparaître certaines ébauches de muscles pendant le cours de la période embryonnaire et se produire des déplacements.

I

Muscles cutanés.

Peu développés chez les *Poissons* et les *Amphibiens*, ces muscles jouent déjà un rôle important chez les *Reptiles* et les *Oiseaux* à cause de leurs connexions avec les replis de la peau, les écailles et les plumes.

Mais c'est surtout chez de nombreuses espèces de *Mammifères* qu'ils prennent une grande extension ; ils s'étendent en effet chez eux sur le dos, la tête, le cou et les flancs (*Echidna*, *Dasypus*, *Pinnipèdes*, *Erinaceus*, etc.) Chez l'Homme ils ne sont plus représentés que par le *muscle peaucier du cou*, qui s'étend sur les parties latérales de la région cervicale, sur une partie de la face et sur le haut de la poitrine (voy. les *muscles mimiques*).

II

Muscles du squelette.

MUSCLES PARIÉTAUX

La masse de ces muscles est, sous la forme la plus simple, divisée de chaque côté en deux moitiés, l'une dorsale, l'autre ventrale. La pre-

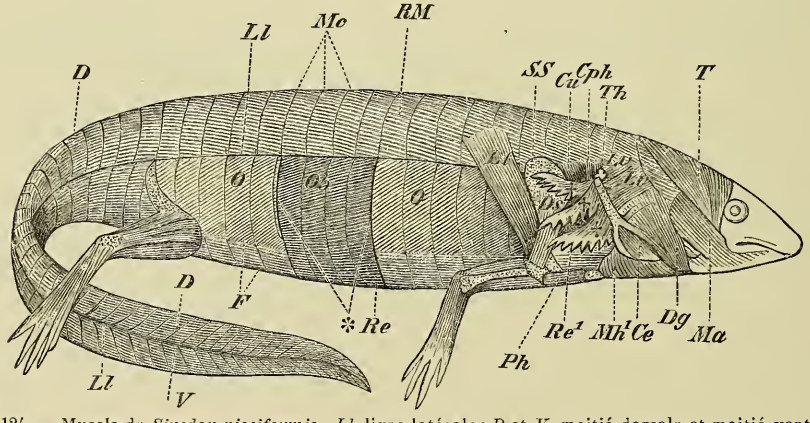


Fig. 124. — Muscle du *Siredon pisciformis*. *Ll*, ligne latérale ; *D* et *V*, moitié dorsale et moitié ventrale des muscles de la queue ; *RM*, moitié dorsale des muscles latéraux du tronc (muscles dorsaux) ; *O*, *O*, couche externe du muscle oblique externe, partant de la ligne latérale et s'épanouissant dans le fascia (*F*) ; en * une portion de cette couche a été enlevée pour montrer la deuxième couche *Ob* de ce muscle ; en *Re* la direction des fibres de cette deuxième couche d'oblique devient droite (commencement de la différenciation du droit de l'abdomen) ; en *Re*¹ le système du muscle droit se dirige vers le squelette viscéral ; *Mo*, myocommes de la portion dorsale des muscles latéraux du tronc ; *T*, temporal ; *Ma*, masséter ; *Dg*, digastrique ; *Mh*¹, mylo-hyoïdien (portion postérieure) ; *Ce*, cérato-hyoïdien externe ; *Lv*, élévateur des arcs branchiaux ; †††, élévateur des branchies ; *Cph*, origine cervicale du constricteur du pharynx ; *Th*, thymus ; *Ll*, grand dorsal ; *Cu*, trapèze ; *SS*, sus-scapulaire ; *Ph*, procoraco-huméral.

mière s'étend en avant jusqu'à l'occiput, la seconde jusqu'à la ceinture scapulaire ou jusqu'à la mâchoire inférieure (1). Toutes deux se touchent

(1) Chez l'*Amphioxus* il n'existe pas encore de ligne latérale ; la moitié dorsale et la moitié ventrale du muscle latéral du tronc forment encore un tout continu.

le long de la ligne latérale ainsi que le long des lignes médianes dorsale et ventrale. Elles se composent chacune d'un grand nombre de fragments de muscles (MYOMÈRES ou SOMITES) séparés par du tissu conjonctif (MYOCOMMES), présentant une *disposition segmentaire* et s'étendant en diminuant progressivement jusqu'à l'extrémité de la queue (fig. 124 et 125). *Cette disposition métamérique primitive des muscles pariétaux est un trait caractéristique de tous les Vertébrés ; elle est en rapport avec la segmentation du squelette axial et des nerfs rachidiens, chaque myomère correspond en effet dans la règle à une vertèbre et à une paire de nerfs rachidiens.*

Poissons, Dipnoïques et Amphibiens.

La structure des muscles pariétaux présente encore un caractère très primitif, cependant on observe que déjà chez les *Poissons*, sur la face ventrale, se sont différenciés certains systèmes de muscles, précurseurs des *muscles droits et obliques de l'abdomen*. La moitié dorsale des *muscles pariétaux* conserve dans toute la série des Vertébrés beaucoup plus le caractère primitif que la moitié ventrale, ce qui doit être attribué à ce que cette dernière entoure la cavité viscérale, qui est soumise à des différences très considérables de volume.

Cette différenciation est encore beaucoup plus marquée chez certains *Dipnoïques* et sur-

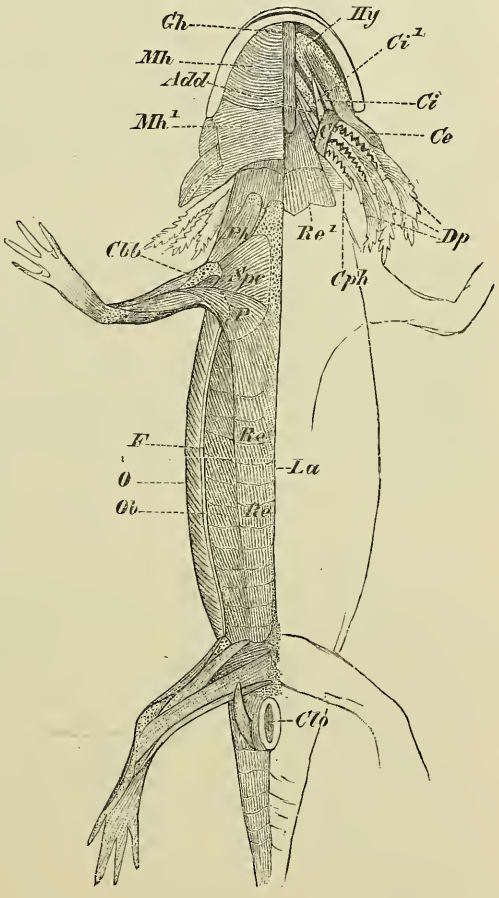


Fig. 125. — Muscles du *Siredon pisciformis* (face ventrale). *O*, couche externe de l'oblique externe, se continuant en *F* avec le fascia, qui ici est coupé ; *Ob*, deuxième couche de ce muscle ; *Re*, droit de l'abdomen, se continuant en *Re*¹ avec les muscles viscéraux (sterno-hyoïdien) et en *P* avec le grand pectoral ; *Mh*, *Mh*¹, portion antérieure et portion postérieure du mylo-hyoïdien, coupé sur la ligne médiane pour montrer les muscles viscéraux proprement dit ; *Ce* et *Ci*, cérato-hyoïdien externe et interne ; le premier s'insère sur l'hyoïde *Hy* ; *Add*, adducteur des arcs branchiaux ; *C*, constricteur des arcs branchiaux ; *Cph*, portion du constricteur du pharynx qui prend son origine sur l'arc branchial postérieur ; *Dp*, abaisseurs des branchies ; *Gh*, génio-hyoïdien ; *Ph*, procoraco-huméral ; *Spc*, suscoracoïdien ; *Cbb*, petit coraco-brachial ; *Clo*, cloaque ; *La*, ligne blanche de l'abdomen.

tout chez les *Amphibiens Urodèles*. Chez ces derniers les muscles abdominaux sont même divisés en quatre couches et dans les types supérieurs, tels que la *Salamandre* adulte et les *Tritons*, il existe de chaque côté de la ligne médiane un *droit de l'abdomen* nettement différencié (fig. 125, *Re*, *Re*).

La couche externe du système musculaire latéral de l'abdomen chez l'*Axolotl* et les *Larves de Salamandres* n'est pas segmentée et ne paraît plus exister dans les formes supérieures; il n'en est pas de même des trois autres couches, qu'on distingue les unes des autres par la direction typique de leurs fibres et auxquelles on donne de dehors en dedans les noms d'*oblique externe* (grand oblique), *oblique interne* (petit oblique) et *transverse* de l'abdomen (fig. 124, 125, *O*, *Ob*).

Dans cette formation progressive de nouveaux muscles et groupes de muscles toujours plus distinctement individualisés, les modifications dans le mode de locomotion et de respiration jouent un rôle prépondérant.

Tandis que les muscles oblique externe et oblique interne s'étendent depuis la tête jusqu'à la ceinture pelvienne, et que le premier même se continue directement avec les muscles inférieurs de la queue, le *transverse* s'arrête au niveau du cœur et est intimement uni au fascia transversalis, qui entoure la cavité viscérale, et au péritoine, à la face externe duquel il est situé ; ces connexions se retrouvent chez tous les Vertébrés à partir des Urodèles.

Le système des muscles latéraux des *Anoures* diffère principalement de celui des Urodèles en ce qu'il n'est composé que de *deux* couches, et en ce que son caractère métamérique, encore bien marqué pendant la période larvaire, s'efface plus tard de plus en plus.

Reptiles.

Les muscles pariétaux des Reptiles ont subi une transformation et une différenciation considérables en rapport avec le degré supérieur de développement du squelette, particulièrement des côtes et de la ceinture scapulaire. La cause déterminante de ces modifications est le changement du mode de respiration, qui est devenu rythmique par suite de l'accroissement graduel des poumons.

La division du tronc en *thorax* et *abdomen* tend à se réaliser de plus en plus et il se développe des *muscles intercostaux externes* et *internes* bien distincts. Dans la région lombaire, où les côtes se retirent de plus en plus de la masse des muscles interposés entre elles, ceux-ci perdent leur caractère de muscles intercostaux, c'est-à-dire leur segmentation, et constituent de larges masses continues étendues entre les dernières côtes et la ceinture pelvienne, telles que par exemple le *carré des lombes* situé tout à côté de la colonne vertébrale.

Le *grand droit de l'abdomen*, toujours bien développé, se divise de chaque côté en trois parties, une *partie ventrale*, une *partie interne* (subdivision de la précédente) et une *partie latérale*.

Tandis que chez les Urodèles on ne remarque aucune trace bien

marquée de différenciation dans la moitié *dorsale* du muscle latéral du tronc, chez les Reptiles il en est tout autrement. On y distingue effectivement ici un *long dorsal*, un *sacro-lombaire*, des *interépineux*, *transversaires épineux*, *splénius*, *releveurs des côtes* et les *scalènes* qui font partie du même système que ces derniers.

Sauf dans la région dorsale et à la base de la queue où se différencient de nouveaux muscles (*ilio-caudien*, *ischio-caudien*, *pubio-caudien*, *lombo-caudien*, qui agissent pour relever, abaisser et attirer la queue en avant, muscles de l'*anus* et des *organes génitaux*), tout le reste de la musculature de la queue conserve la disposition primitive.

Oiseaux.

Le caractère primitif est encore bien plus effacé dans les muscles du tronc des Oiseaux que dans ceux des Reptiles.

La raison en est surtout dans le développement excessif des *muscles des membres antérieurs*, principalement du *grand pectoral*, et dans l'allongement corrélatif du sternum en arrière.

Comme en outre les dernières côtes sont situées très près du bassin, il en résulte que l'espace occupé par la partie ventrale des muscles latéraux se trouve fort réduit.

L'*oblique externe* et l'*oblique interne* existent, mais ne sont que peu développés, principalement le dernier qui semble en voie de s'atrophier. On ne trouve plus aucune trace du *transverse* dans la région ventrale, mais on y voit de chaque côté un *grand droit pair*, *non segmenté*. Ce dernier, ainsi que les muscles obliques, agissent comme abaisseurs des côtes et par conséquent comme *expirateurs* et aussi comme *compresseurs* de la cavité abdominale.

Les *intercostaux externes et internes* sont très développés, et l'on rencontre pour la première fois sur la face interne de l'extrémité sternale des côtes un *triangulaire du sternum* (reste du *transverse*).

La partie dorsale des muscles de l'axe du corps peu développée dans le tronc prend au contraire un très grand développement au cou.

Dans le corps de l'Oiseau tout paraît disposé pour mettre le plus grand nombre de muscles possibles au service du système respiratoire et de l'appareil du vol si développés et qui exercent une influence prépondérante sur l'organisme tout entier; c'est là la différence essentielle qui distingue les Oiseaux des Reptiles (voy. l'appareil respiratoire des Oiseaux).

Mammifères.

Chez les Mammifères il existe toujours trois muscles latéraux abdominaux, un *oblique externe*, un *oblique interne* et un *transverse ;* sauf chez les *Tupaia*, ils sont entièrement dépourvus de segmentation et représentent de larges lames musculaires homogènes. Du côté de la ligne médiane, ils se continuent avec de fortes aponévroses qui forment une

gaine au *grand droit de l'abdomen*. Celui-ci est simple de chaque côté et renferme un nombre variable de myocommes. Il ne présente jamais de rapports de continuité, comme c'est encore le cas chez les Urodèles, avec les muscles longitudinaux du cou (qui, à l'origine, font partie du même système que lui), le *sterno-hyoïdien*, le *sterno-thyroïdien*, etc.; toujours le sternum vient s'intercaler entre ces derniers et le grand droit; c'est là une disposition que l'on observe déjà chez les *Sauropsidés*.

Chez les *Monotrèmes* et les *Marsupiaux* le *muscle pyramidal*, situé sur la face externe du droit de l'abdomen, est très développé. Il prend son origine sur le bord interne des os marsupiaux, a des rapports importants avec la *poche marsupiale* et peut arriver jusqu'au sternum. La disparition des os marsupiaux entraîne chez les Mammifères supérieurs l'atrophie ou la disparition complète de ce muscle. On en retrouve du reste fréquemment les traces jusque chez les Primates; il est pair et prend son origine sur la branche horizontale du pubis, de chaque côté de la ligne médiane.

De même que chez les *Sauropsidés*, l'*oblique externe* et l'*oblique interne* se retrouvent ici aussi dans la région pectorale sous la forme des muscles *intercostaux externes et internes*.

Ce que nous avons dit plus haut sur la différenciation de la partie dorsale du muscle du tronc chez les Reptiles s'applique essentiellement aussi aux Mammifères.

MUSCLES VISCÉRAUX

Ces muscles dérivent, comme nous l'avons vu, des lames latérales (van Wijhe) et peuvent être désignés sous le nom de *muscles du squelette viscéral* (MUSCLES BRANCHIAUX et MUSCLES DE LA MACHOIRE) (1). Par suite de cette différence dans l'origine des muscles viscéraux et des muscles pariétaux nous devons nous attendre à rencontrer une disposition des *nerfs craniens* toute différente de celle des nerfs rachidiens.

Poissons.

Chez les *Cyclostomes* les *muscles viscéro-craniens* ont subi, par suite de la conformation particulière du squelette céphalique (appareil de succion) et de la présence de la cage branchiale, une transformation spéciale, mais chez les *Sélaciens* ces muscles se laissent ramener à un plan fondamental commun.

Ces muscles se divisent en quatre groupes ou systèmes:

1° *Muscles annulaires superficiels.*

2° *Muscles supérieurs intermédiaires aux arcs branchiaux.*

3° *Muscles fléchisseurs moyens des arcs.*

4° *Muscles longitudinaux abdominaux.*

(1) Il est à remarquer que quelques muscles de l'appareil branchio-hyoïdien dérivent de somites et par conséquent doivent être considérés comme des muscles pariétaux.

Ces derniers forment un groupe tout à fait distinct des trois autres qui ont des connexions intimes.

Le muscle annulaire superficiel, qui est innervé par le nerf *vague*, le *glossopharyngien*, le *facial* et le *trijumeau* (troisième branche), agit essentiellement comme *constricteur*, c'est-à-dire qu'il rétrécit la cavité buccale et la cavité branchiale, ferme les fentes branchiales et relève le squelette viscéral tout entier avec le plancher de la bouche et de la cavité branchiale. Il se subdivise en quatre parties.

Les *fléchisseurs supérieurs* et *moyens* sont innervés d'une façon générale par le nerf *vague* et le *glosso-pharyngien*. Ils agissent essentiellement comme *adducteurs des arcs branchiaux*, c'est-à-dire qu'ils rapprochent ceux-ci les uns des autres.

Les *muscles longitudinaux abdominaux*, innervés par les deux premiers nerfs rachidiens, doivent être considérés comme la continuation directe des *muscles* abdominaux de l'*axe du corps*, et par conséquent du *système des muscles droits*, pour ainsi dire encore latents chez les Poissons. Comme ces derniers, ils présentent aussi des myocommes et s'étendent depuis le bord antérieur de la ceinture scapulaire jusqu'au maxillaire inférieur ou jusqu'à l'arc hyoïdien (muscles *coraco-mandibulaire* et *coraco-hyoïdien*).

Chez les *Ganoïdes* et les *Téléostéens* la disposition des muscles viscéro-crâniens s'écarte assez considérablement de celle que nous venons d'exposer sommairement, pour qu'il ne soit pas possible de les rattacher directement aux *Sélaciens*. La raison en est dans la conformation toute différente du squelette, conformation qui présente également des différences très marquées chez les *Ganoïdes* et les *Téléostéens*. Chez ces derniers on distingue : 1° les *muscles de la mâchoire*, 2° les *muscles de l'extrémité dorsale des arcs viscéraux*, 3° les *muscles de l'extrémité ventrale des arcs viscéraux*.

Le *sterno-hyoïdien* représente seul le système si développé des *muscles longitudinaux ventraux* des Sélaciens.

Chacun de ces trois groupes de muscles se subdivise à son tour, mais les limites de cet ouvrage ne nous permettent pas d'exposer ici leur disposition souvent très compliquée.

Amphibiens.

On doit s'attendre a priori à ce que la musculature du squelette viscéral soit plus développée chez les Amphibiens à respiration branchiale que chez les Amphibiens à respiration pulmonaire. Dans les premiers nous trouverons ainsi des rapports primitifs rappelant ce que nous avons vu dans les formes inférieures; chez les seconds nous observerons des modifications ou même des réductions.

Un muscle à fibres transversales (*m. mylo-hyoïdien*), situé entre les deux branches du maxillaire inférieur et innervé par la troisième branche du trijumeau et par le facial, représente le reste du *m. constric-*

teur des *Poissons*. Par son action comme élévateur du plancher de la cavité buccale il a des rapports importants avec la respiration et la déglutition. On le retrouve dans toute la série des Vertébrés jusque chez l'Homme (fig. 124, 125, *Mh*, *Mh*^{1}).

Au-dessus du mylo-hyoïdien, c'est-à-dire du côté dorsal, se trouve la continuation (pourvue de myocommes) de la *musculature de l'axe du corps*, c'est-à-dire l'*omo-hyoïdien*, le *sterno-hyoïdien* et le *génio-hyoïdien* (fig. 125, *Re*^{1}, *Gh*). Ces muscles, qui ont pour action de tirer en arrière ou en avant le squelette viscéral, sont aussi innervés par le *premier* et le *deuxième nerf rachidien*.

Chez les Amphibiens se différencient, ce qui n'a pas lieu chez les Poissons, des muscles propres pour la langue; ce sont l'*hyo-glosse* et le *génio-glosse*. Ces muscles doivent être également considérés comme dérivés de l'extrémité antérieure des muscles de la partie inférieure de l'axe du corps (Wiedersheim); ils existent chez tous les Vertébrés à partir des Amphibiens. Ils sont innervés par l'*hypoglosse* ou par le *premier nerf rachidien*.

Les *muscles de l'os hyoïde* et *des arcs branchiaux* chez les Pérennibranches et les larves de Salamandre se divisent, comme chez les Poissons, en un *groupe ventral* et un *groupe dorsal;* chez les Salamandres adultes et chez les Anoures ce dernier disparaît et le premier seul persiste. Ces muscles ont pour action d'élever et d'abaisser, de tirer en arrière les arcs branchiaux. Il s'y ajoute aussi des *constricteurs du pharynx*, ainsi que (chez les animaux à respiration branchiale) des *élévateurs*, des *abaisseurs* et des *adducteurs* des branchies (fig. 124 et 125). Les nerfs qui les innervent sont le *nerf vague* et le *glosso-pharyngien*.

Les *muscles de la mâchoire* se divisent en un muscle abaisseur (*digastrique*, fig. 124, *Dg*) innervé par le facial et en plusieurs muscles élévateurs innervés par la troisième branche du trijumeau (*masséter*, *temporal* et *ptérygoïdien*, fig. 124, *Ma*, *T*). Tous ces muscles, qui correspondent à l'*adducteur de la mandibule* des Sélaciens et des Ganoïdes, s'insèrent sur le crâne, dans le voisinage de la capsule auditive.

Amniotes.

La simplification du squelette viscéral entraîne ici une réduction dans les muscles correspondants. Naturellement tous les muscles qui étaient au service de la respiration branchiale font ici défaut et les muscles inférieurs de l'axe du corps sont toujours, comme nous l'avons déjà signalé, interrompus en avant par le sternum et par la ceinture scapulaire. Cependant on trouve encore au cou et sur le plancher de la cavité buccale les muscles, que nous avons déjà observés chez les Amphibiens, c'est-à-dire le *mylo-hyoïdien*, le *sterno-hyoïdien*, l'*omo-hyoïdien* et le *génio-hyoïdien*, ainsi que l'*hyo-glosse* et le *génio-glosse*. Il s'y ajoute en outre un *sterno-thyroïdien* et en avant de lui un *thyro-hyoïdien*.

Les Mammifères possèdent en outre des muscles que nous n'avons pas encore ren-

contrés dans les autres classes. Ce sont les muscles *stylo-hyoïdien, stylo-glosse* et *stylo-pharyngien*, qui présentent de nombreuses variations et qui prennent leur origine sur l'apophyse styloïde ou sur le ligament stylo-hyoïdien. Ils sont innervés les uns par le facial, les autres par le glosso-pharyngien. Ils ont pour action de tirer la langue en arrière et d'élever le pharynx et l'os hyoïde.

Les muscles de la mâchoire sont les mêmes que chez les Amphibiens, mais ils sont, particulièrement les *ptérygoïdiens*, bien plus différenciés et développés. (Chez les Oiseaux et chez les Reptiles il peut survenir des divisions secondaires, comme par exemple dans le muscle *temporal*.)

MUSCLES MIMIQUES

Les muscles mimiques, dont on trouve déjà des traces chez les formes inférieures des Vertébrés, ne sont complètement développés que chez les *Mammifères*. Cela est vrai surtout pour les *Primates*, de sorte que l'on peut dire que le développement de ces muscles (placés sous la dépendance du nerf facial) marche de pair avec le développement du cerveau et des fonctions psychiques.

Les considérations suivantes nous permettent d'établir leur phylogénie. Le fait qu'ils sont tous compris dans le système musculaire qui est sous la dépendance du facial conduit à admettre que les muscles innervés par ce nerf, appartenant au squelette viscéral et primitivement étrangers à la face, ont subi un changement de position. Ils ont dû s'avancer en haut, au delà de la région de la mâchoire inférieure et de la nuque, et affecter des connexions étroites avec les parties molles qui entourent le conduit auditif externe et la bouche, c'est-à-dire avec les lèvres et le pavillon de l'oreille, qui se sont aussi développés secondairement (1).

Ils ont continué à s'étendre davantage et à entrer en rapport avec de nouveaux organes, avec l'œil, les narines, le front et la région temporale (fig. 126 et 127). Il est probable qu'ils arrivèrent en même temps dans la région pariétale, par une double voie, d'une part par la région frontale et la région temporale, d'autre part par la région occipitale. Cette double voie, séparée par la région de l'oreille, était en quelque sorte déterminée à l'avance par la distribution du *nerf facial*, qui se divise immédiatement après sa sortie du crâne en une branche *antérieure* (préauriculaire) et une branche *postérieure* (postauriculaire). Les deux groupes de muscles n'en formaient primitivement qu'un seul au-dessous du trou auditif, et ce n'est qu'au-dessus qu'ils devinrent peu à peu indépendants, à mesure qu'ils s'insérèrent sur des pièces du squelette céphalique qui se différenciaient de plus en plus, c'est-à-dire qu'ils entrèrent en

(1) Les muscles *transverse* et *oblique de l'oreille*, qui sont situés sur la face postérieure du pavillon de l'oreille, appartiennent au système du muscle auriculo-occipital ou de l'auriculaire postérieur, tandis que le muscle *trago-antitragicus* doit être considéré comme dérivé du muscle *auriculo-labial inférieur*. Les *muscles de l'hélix* enfin, y compris le *pyramidal* (*trago-hélicien*) dérivent du système de l'auriculo-labial supérieur.

rapport avec de nouvelles parties. En outre, des anomalies de portions musculaires, qui se manifestent chez certains individus, entraînent la formation de nouvelles couches de muscles et par suite de cette différenciation un perfectionnement dans les fonctions de la musculature de la face (Ruge).

Par conséquent le MUSCLE PEAUCIER DU COU (*platysma myoides*) *est le point de départ commun des muscles de la face; il représente le reste*

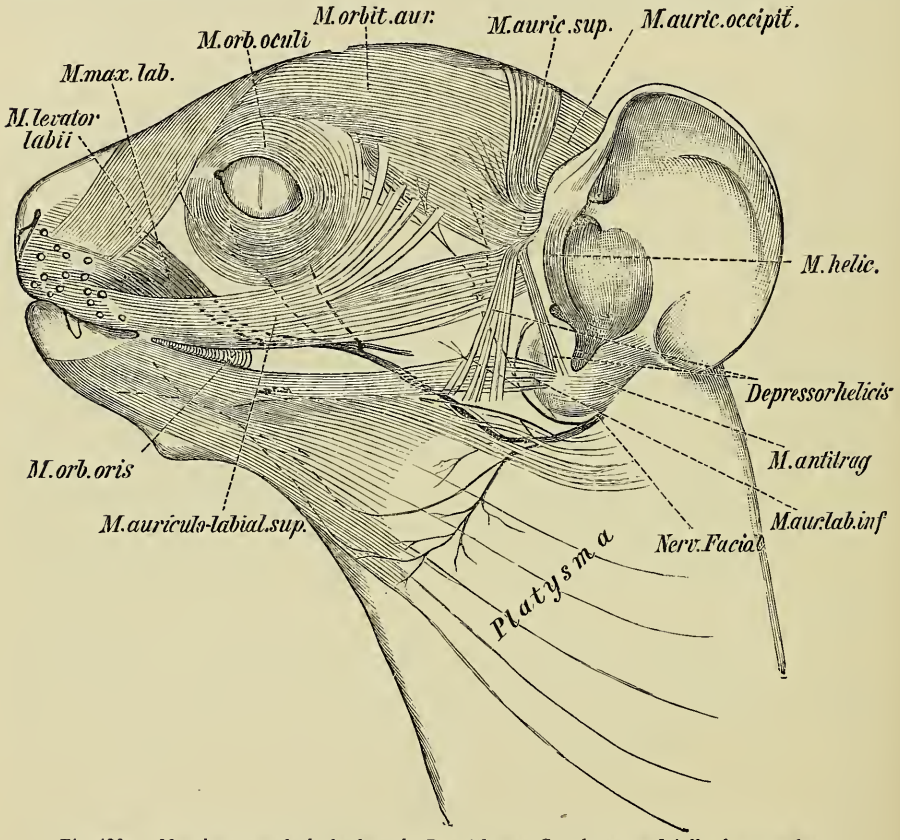


Fig. 126. — Muscles et nerfs de la face du *Propithecus*. Couche superficielle des muscles avec la distribution du facial (d'après RUGE).

inutilisé de muscles qui se sont étendus sur la téte et qui au cou ont persisté sous une forme indifférente (Gegenbaur).

La meilleure preuve, c'est que parfois chez l'Homme le muscle peaucier se continue directement avec le *petit zygomatique*, l'*orbiculaire de l'œil*, l'*auriculaire antérieur* et le *transverse de la nuque*.

Il est intéressant de constater que, à côté de cette formation de muscles nouveaux, surviennent aussi dans la musculature de la face des transformations qui se terminent par une atrophie plus ou moins complète de certains muscles.

Dans ce dernier cas, tantôt les muscles sont remplacés par des membranes tendineuses, c'est-à-dire par des *fascias*, tantôt ils disparaissent complètement. C'est ainsi que chez l'Homme le fascia temporal superficiel a remplacé le muscle *auriculo-labial* (*temporo-labial*) des Prosimiens et le fascia parotidéo-masséterin, le *sphincter du cou*, de ces mêmes animaux. De même une grande partie de l'aponévrose épicranienne se compose de faisceaux devenus tendineux du muscle *occipital* (Ruge).

Jusqu'ici il n'a été question que du *peaucier du cou* et de ses dérivés dans la face ; mais chez les Prosimiens, il existe en outre dans la région

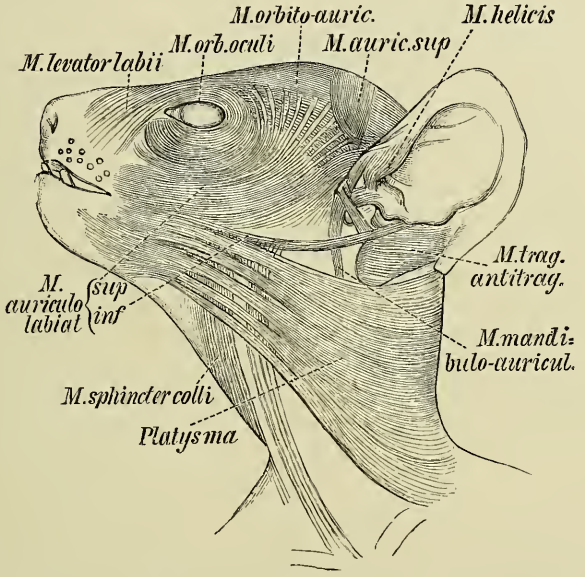


Fig. 127. — Couche superficielle des muscles de la face du *Lepilemur mustelinus*. La couche profonde se voit au cou (d'après Ruge).

du cou, au-dessous de ce muscle, une seconde couche musculaire cutanée profonde, à laquelle on donne le nom de *sphincter du cou*. De cette couche dérivent les muscles suivants : *orbiculaire des lèvres*, *abaisseur du cartilage tarse*, *canin* (élévateur de l'angle des lèvres de l'Homme), *maxillo-labial* (élévateur propre de la lèvre supérieure), buccinateur et enfin les muscles du nez.

Nous voyons ainsi que les muscles qui dérivent du *peaucier* et du *sphincter du cou* sont groupés d'une façon générale autour des organes des sens ; ils jouent un rôle important comme muscles dilatateurs et comme sphincters, et servent aussi autour des lèvres d'organes de préhension.

En même temps qu'a lieu cette différenciation musculaire, le *facial* se ramifie, se dispose en plexus de manière à former en quelque sorte un réseau de mailles allongées. Pour la disposition de ses fibres voyez le chapitre relatif aux nerfs craniens.

MUSCLES DES MEMBRES

C'est aux membres, plus que partout ailleurs, que s'applique le principe que l'on ne peut arriver à des résultats certains dans le domaine de l'embryologie comparée qu'en tenant compte des homologies des pièces du squelette et des rapports des parties molles voisines et des nerfs (1).

Malheureusement les travaux sur la musculature des extrémités sont encore trop peu nombreux pour permettre d'en tracer un tableau d'ensemble détaillé, et nous devrons par conséquent nous borner à en indiquer seulement les traits les plus généraux.

Tout montre que les muscles des extrémités, sous leur forme la plus primitive, telle que nous la trouvons chez les *Poissons* et les *Dipnoïques*, doivent être considérés comme dérivés des *muscles pariétaux*, et nous avons vu que l'embryologie des *Sélaciens* confirme cette manière de voir.

Chez les *Poissons*, et encore mieux chez les *Dipnoïques*, ces muscles peuvent être divisés en deux groupes, division qui d'ailleurs se retrouve aussi d'une manière générale chez tous les autres Vertébrés. Le premier s'étend des muscles latéraux du tronc, aussi bien de la moitié dorsale que de la moitié ventrale, sur la ceinture scapulaire et sur la ceinture pelvienne ; le second est situé dans la partie libre des membres. Ce dernier se compose essentiellement chez les Poissons et les Dipnoïques, d'*élévateurs*, d'*adducteurs* et d'*abaisseurs* de la nageoire, qui peuvent à leur tour se subdiviser en couche superficielle et en couche profonde. Déjà chez les *Amphibiens* les rapports sont bien plus compliqués par suite de la transformation de la nageoire en une patte, c'est-à-dire en un levier à plusieurs bras. On y trouve des *élévateurs*, des *abaisseurs*, des *adducteurs*, des rotateurs, des muscles destinés à *tirer en avant* et *en arrière* la ceinture scapulaire et la ceinture pelvienne. Il s'y ajoute des *extenseurs* et des *fléchisseurs* de la partie libre des membres, qui se subdivisent en fléchisseurs et extenseurs du *bras* et de la *cuisse*, de l'*avant-bras* et de la *jambe*, de la *main* et du *pied*, des *doigts* et des *orteils*. Bref, à partir des *Urodèles*, le nombre des muscles augmente constamment chez les Reptiles et les Oiseaux jusque chez les Mammifères (2). En même temps leur influence

(1) L'étude détaillée que Gadow a faite des muscles, dont les nerfs proviennent de deux sources différentes, offre un grand intérêt. Elle montre que ces muscles se préparent en quelque sorte à se multiplier par division, et qu'on doit par conséquent les considérer comme très primitifs et comme représentant un état inférieur.

(2) Les muscles de l'épaule et du bras des Oiseaux se rattachent par leurs dispositions essentielles à ceux des Crocodiliens, des Sauriens et en partie aussi des Chéloniens. Le haut degré de différenciation qu'on y observe tient avant tout au développement excessif des muscles qui déterminent les mouvements principaux d'excursion de l'aile. Ces muscles ont empiété sur les parties osseuses voisines, et par suite se sont produits des transpositions étendues, principalement du côté ventral, et un entrecroisement des groupes musculaires ventraux et dorsaux. Dans beaucoup de cas les pièces du squelette ne suffisent plus pour donner insertion aux muscles, les surfaces d'insertion se trouvent alors augmentées par l'apparition de membranes conjonctives (Fürbringer).

sur la transformation du squelette est bien manifeste, particulièrement dans la face, l'omoplate, le bassin et le tarse.

Les *muscles* les plus importants de *l'épaule*, qui, chez les formes supérieures, présentent une insertion de plus en plus large sur le tronc, sont le *trapèze*, le *sterno-cléido-mastoïdien* qui morphologiquement doit lui être réuni, les *rhomboïdes* et l'*angulaire de l'omoplate*. Ces muscles ont pour action de faire tourner, d'attirer en avant et en arrière l'omoplate. Les antagonistes de ces muscles sont le *grand dentelé* et le *petit pectoral*.

Dans le *bassin*, dont la mobilité est bien moins considérable que celle de l'omoplate, on ne doit pas s'attendre à trouver des groupes de muscles homologues; sous bien des points les rapports sont entièrement différents. Au contraire les ressemblances sont bien plus accentuées dans les muscles de la partie libre du membre antérieur et du membre postérieur. Dans l'une comme dans l'autre on y trouve des muscles destinés à faire *tourner en dedans* et en *dehors* la partie supérieure au membre (bras et cuisse) et sur la face interne des *adducteurs* puissants. L'angle que forment l'articulation du coude et celui de l'articulation du genou étant ouvert, le premier en avant et le second en arrière, il en résulte que les muscles *extenseurs* sont situés sur la face postérieure au membre antérieur et et sur la face antérieure au membre postérieur, et que la position des *fléchisseurs* est précisément inverse dans les deux cas. Les muscles *pronateurs*, bien plus différenciés au membre antérieur qu'au membre postérieur, sont dérivés des fléchisseurs, les muscles *supinateurs* des extenseurs (voir le Système nerveux).

Toutes les fois que des parties du squelette viennent à s'atrophier les muscles correspondants s'atrophient également. C'est ainsi que dans les membres des *Scinques* l'atrophie des pièces osseuses est accompagnée d'une atrophie des muscles qui se produit de l'extrémité distale vers l'extrémité proximale.

Diaphragme.

Les premières traces d'une cloison musculaire séparant la cavité thoracique de la cavité abdominale se rencontrent chez les *Urodèles*. Ici en effet l'extrémité antérieure du transverse de l'abdomen envoie quelques fibres annulaires ou semi-annulaires entre le péricarde et le foie.

Chez les *Chéloniens* et surtout chez les *Crocodiliens* et les *Oiseaux*, où ces faisceaux musculaires s'insèrent les uns sur la colonne vertébrale, les autres sur les côtes, l'ébauche du diaphragme est déjà bien plus prononcée, mais la séparation des deux grandes cavités du corps par cette cloison musculaire est encore incomplète, car chez les *Oiseaux* par exemple, celle-ci est encore traversée par le cœur (1). Ce n'est que

(1) Il serait très désirable que l'anatomie comparée du diaphragme chez les *Sauropsidés* fût étudiée de nouveau avec soin. Bien des points sont encore obscurs.

chez les *Mammifères* que le diaphragme forme une voûte complète dont les bords s'insèrent sur la colonne vertébrale, sur les côtes et sur le sternum. C'est un des principaux muscles respiratoires, et par sa contraction il augmente le diamètre sagittal de la cavité thoracique. Il est innervé par le *nerf phrénique*, qui provient du plexus cervical. Il se compose de deux parties tout à fait indépendantes au début l'une de l'autre une partie péricardique ou *sternale*, une partie pleurale ou *dorsale*. La première, qui est philogéniquement la plus ancienne, est fibreuse; elle constitue le *centre phrénique*, auquel viennent se rattacher les muscles de la paroi du corps (voir le *Péricarde*). La formation du diaphragme a donc pour résultat la séparation graduelle de trois cavités, qui n'en formaient primitivement qu'une seule, la *cavité abdominale*, la *cavité pleurale* et la *cavité péricardique*.

Bibliographie.

C. Bardeleben. *Muskeln und Fascie.* Jenaische Zeitschr. T. XV. Nouv. suite. T. VIII.

A. Dugès. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges* Paris, 1834.

A. Ecker et R. Wiedersheim. *Die Anatomie des Frosches.* Braunschweig, 1864-1882.

M. Fürbringer. *Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern.* Leipzig, 1870.

Id. *Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln.* 1re et 2e partie. Jenaische Zeitschr. T. VII et VIII. 3e partie. Morph. Jahrb. T. I, 1876.

H. Gadow. *Ueber die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten.* Morph. Jahrb. T. VII, 1881.

J. Henle. *Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen.* Braunschweig, 1868.

Humphry. Nombreux mémoires dans le *Journal of Anatomy and Physiology.* T. III et VI.

W. Leche. *Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora, etc.* Acadêm. roy. des sciences de Stockholm. T. XX. N° 4. 1882.

J. Müller. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.* Berlin, 1834-1845.

G. Ruge. *Untersuchungen über die Gesichtsmusculatur der Primaten.* Leipzig, 1887.

A. Schneider. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.* Berlin, 1879.

L. Testut. *Les anamolies musculaires chez l'homme expliquées par l'anatomie comparée, leur importance en Anthropologie.* Paris, 1884.

B. Vetter. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermusculatur der Fische.* Jenaische. Zeitschr. T. VIII et XII. Nouv. suite. T. I.

J. W. van Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes.* Mémoires de l'Académie des Sciences. Amsterdam, 1883.

M. Cadiat. *Du développement de la partie céphalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragme, des plèvres, du péricarde, du pharynx et de l'œsophage.* Journ. de l'Anat. et de la Physiol. T. XIV, 1878.

W. His. *Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen.* Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth. 1881.

N. Uskow. *Ueber die Entwicklung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Coeloms.* Arch. f. mikroskop. Anat. T. XXII. 1883.

CHAPITRE QUATRIÈME

ORGANES ÉLECTRIQUES

Les organes électriques se rencontrent chez certains Poissons ; ils sont surtout bien développés dans une Raie très commune dans les mers du sud (*Torpedo marmorata*), dans une Anguille de l'Amérique du sud (*Gymnotus electricus*) et dans un Siluroïde africain (*Malopterurus electricus*). Le Gymnote est de tous les trois celui qui possède la force électrique la plus puissante, puis vient le Maloptérure et en dernier lieu la Torpille. Les batteries électriques de ces Poissons sont situées dans des parties différentes du corps ; c'est ainsi que chez la Torpille elles sont volumineuses et occupent toute l'épaisseur du corps de l'animal de chaque côté de la tête, entre les sacs branchiaux et le proptérygium (fig. 128, *E*). Chez le Gymnote elles s'étendent dans toute la moitié ventrale de leur longue queue, à la place par conséquent où se trouve d'ordinaire la moitié ventrale du grand muscle latéral du tronc (fig. 129, 130, *E*).

Chez le Maloptérure enfin ces organes occupent presque toute l'étendue du corps, entre la peau et les muscles ; ils sont surtout très développés sur les côtés et entourent l'animal tout entier.

Des décharges électriques beaucoup plus faibles sont produites par les Poissons, que l'on appelait jadis *pseudo-électriques*, mais dont la faculté de donner des commotions électriques a été démontrée d'une manière positive par l'expérience. A ce groupe appartiennent toutes les *Raies* autres que la Torpille, les différentes espèces de *Mormyrus* et les *Gymnarchus* (1). Chez tous ces animaux les organes électriques sont situés de chaque côté de l'extrémité de la queue ; ils présentent la même disposition métamérique que les segments musculaires situés en avant d'eux, de telle sorte que, chez les *Mormyrus* par exemple, il existe de chaque côté une rangée supérieure et une rangée inférieure d'organes électriques.

Les appareils électriques de tous les Poissons que nous venons de citer ont la même origine et la même signification physiologique. *Tous sont des fibres musculaires transformées et leurs nerfs sont les homologues*

(1) Suivant G. Fritsch les organes électriques des *Gymnarchus* sont histologiquement inférieurs à ceux du genre *Raja*, et ne sont vraisemblablement pas capables de donner des commotions volontaires ; peut-être même ne méritent-ils pas le nom d'organes électriques et ne sont-ce que des réseaux admirables.

des plaques motrices des muscles. Aussi est-on autorisé à les placer dans le même chapitre que le système musculaire (1).

La structure microscopique de ces organes est partout essentiellement la même. La charpente est formée par des lames de tissu fibreux disposées, les unes longitudinalement, les autres transversalement, de manière à constituer un réseau limitant des milliers d'alvéoles ou de loges polygonales ou plus ou moins arrondies. Ces dernières sont disposées,

Fig. 128.

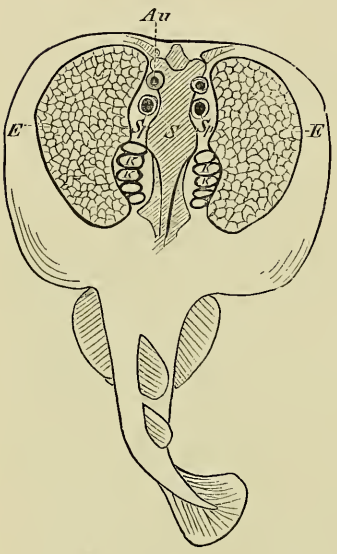


Fig. 129.

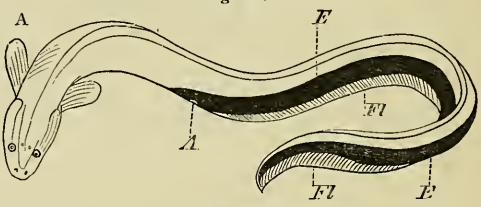


Fig. 130.

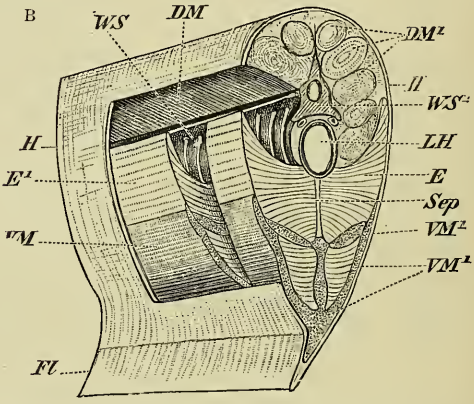


Fig. 128. — *Torpedo marmorata*. *E*, organe électrique préparé ; *S*, crâne ; *Sp*, évent ; *KK*, branchies ; *Au*, yeux.

Fig. 129 et 130. — Organe électrique du *Gymnotus electricus* représenté dans toute son étendue (A) et en coupe (B). *H*, peau ; *Fl*, nageoire ; *DM*, *DM*¹, moitié dorsale du grand muscle latéral du tronc vu en coupe transversale et en coupe longitudinale ; *VM*, *VM*¹, moitié ventrale du même muscle ; *E*, organe électrique vu en coupe (*E*) et de côté (*E*¹) ; *WS*, *WS*¹, colonne vertébrale vue de côté avec les nerfs qui la traversent et vue en coupe ; *LH*, extrémité de la cavité viscérale ; *Sep*, cloison fibreuse sagittale qui partage en deux moitiés égales l'organe électrique et les muscles du tronc ; *A*, anus.

tantôt en séries parallèles à l'axe du corps (*Gymnotus*, *Malopterurus*), tantôt en séries dorso-ventrales (*Torpedo*), et forment ainsi des colonnes prismatiques, comme on peut le voir sur la figure 131.

De nombreux vaisseaux et nerfs sont contenus dans le tissu conjonctif intermédiaire aux alvéoles ou aux colonnes prismatiques. Les nerfs sont entourés de gaines très épaisses et ont une origine qui varie suivant l'espèce considérée. C'est ainsi que chez la *Torpille* ils proviennent tous du *lobe électrique* situé dans le voisinage de l'arrière-cerveau, sauf une seule

(1) G. Fritsch soutient une opinion diamétralement opposée. D'après lui, les organes électriques du *Maloptérure* ne dérivent pas du tissu musculaire, mais d'*éléments glandulaires* transformés.

branche qui vient du *trijumeau*. Chez tous les Poissons pseudo-électriques ainsi que chez le *Gymnote*, où ils pénètrent au nombre de plus de 200 dans l'organe électrique, ils tirent leur origine de la moelle épinière, et probablement ils ont des rapports étroits avec les cornes antérieures de la moelle, qui sont particulièrement développées chez ce dernier Poisson. Il est très remarquable que les nerfs électriques du *Maloptérure* sont fournis de chaque côté par une seule fibre nerveuse gigantesque, sortie d'une cellule nerveuse colossale, située dans le voisinage du deuxième nerf cervical, et qui s'étend jusqu'à l'extrémité de la queue en se ramifiant dans tout son parcours. Elle est entourée d'une gaine épaisse.

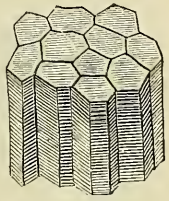


Fig. 131. — Colonnes électriques de la *Torpedo marmorata* (à demi schématique).

Si nous examinons la structure histologique des terminaisons périphériques des nerfs, nous verrons que cette struture est essentiellement la même dans les *plaques électriques* et dans les *plaques motrices*.

Nous pouvons nous borner à une description sommaire, car la disposition est d'une façon générale identique chez tous les Poissons électriques.

Le nerf, contenu dans la cloison des loges, diminue graduellement d'épaisseur; sa gaine épaisse finit par disparaître ainsi que son enveloppe de myéline; il se renfle brusquement en massue et se divise ensuite en un grand nombre de fibres primitives qui présentent des arborisations de plus en plus fines, mais sans s'anastomoser entre elles, de sorte qu'il n'y a jamais formation d'un véritable réseau nerveux. Chez la Torpille les terminaisons nerveuses sont situées sur la face ventrale de ce que l'on appelle la lame électrique (fig. 132, *EP*); chez le Gymnote, sur la face postérieure qui regarde la queue. Enfin chez le Maloptérure, de même que chez le Gymnote, le nerf arrive en arrière dans la lame électrique, la perfore et s'étale sur la face antérieure qui regarde la tête (1). Il est nécessaire de se rappeler cette différence dans la disposition des nerfs électriques pour se rendre compte de la direction du courant électrique.

La *lame électrique* à l'état frais représente un disque homogène, transparent, entouré d'une membrane particulière, et dans lequel se trouvent des cellules étoilées munies de longs prolongements. Ses deux faces offrent des saillies irrégulières, séparées par des sinus plus ou moins profonds et qui donnent à l'ensemble un aspect lobé (fig. 132, *EP*).

Ces disques, comme nous l'avons indiqué plus haut, doivent être considérés comme de la substance musculaire transformée, et comme ils sont intimement unis avec la plaque nerveuse, il en résulte que la lamelle électrique n'est pas une formation homogène (comme on le croyait jadis), mais qu'elle est formée par deux sortes d'éléments. Elle ne remplit pas

(1) Babuchin, dont les recherches ont été faites sur les Maloptérures vivants, conteste de la façon la plus positive que le nerf traverse la plaque électrique. De nouvelles recherches sont nécessaires pour décider s'il a raison sur ce point.

complètement l'alvéole ; il reste toujours au-dessus (*Torpille*) ou en avant d'elle (*Gymnote*, *Maloptérure*), entre elle et la paroi de l'alvéole suivante, un espace rempli par du tissu gélatineux ou parfois seulement par un liquide (fig. 132, *G*). La face sur laquelle s'étalent les terminaisons nerveuses est, au moment d'une décharge, *électro-négative*, la face opposée *électro-positive*. La disposition précisément inverse des parties qui la constituent chez le Gymnote et le Maloptérure explique pourquoi le courant électrique ne se dirige pas dans le même sens chez ces Poissons, mais a, au contraire, une direction opposée. C'est ainsi que chez le *Maloptérure* le courant est dirigé de la tête vers la queue, et chez le *Gymnote* de la queue vers la tête. Chez la *Torpille* le courant est dirigé de la face inférieure vers la face supérieure.

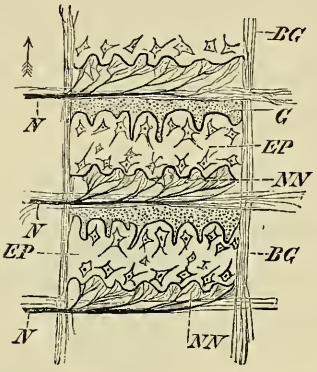


Fig. 132. — Coupe à travers les loges de l'organe électrique. Fort grossissement (à demi schématique). *BG*, charpente conjonctive (parois des loges) ; *EP*, plaques électriques *N*, nerf qui pénètre dans les cloisons ; *NN*, fibres nerveuses terminales sur la face postérieure ou inférieure de chaque loge ; *C*, tissu gélatineux. La flèche indique la direction postéro-antérieure ou ventro-dorsale.

Les expériences ont montré que les Poissons électriques ne sont pas influencés par les commotions électriques ; mais cette proposition n'est pas absolue, car les muscles et leurs nerfs fraîchement préparés, ainsi que les nerfs électriques sont excités par le courant électrique. « La question la plus importante en ce qui touche les Poissons électriques est celle du mécanisme par lequel les plaques électriques se trouvent transitoirement à l'état de tension. La solution de cette question, bien que probablement moins difficile que celle du mécanisme du raccourcissement des muscles, est encore bien éloignée » (du Bois-Reymond). La seule chose, que l'on puisse dire avec certitude c'est que chez les Poissons la production de l'électricité est soumise à la volonté.

Bibliographie.

Babuchin. *Uebersicht der neueren Untersuchungen über Entwicklung etc. der elektrischen und pseudoelektrischen Organe.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1876.

E. du Bois-Reymond. *Gesammelte Abhandlungen zur allg. Muskel- und Nervenphysik.* T. II.

A. Ecker. *Entwicklung der Nerven des elektrischen Organs von Torpedo.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. I. 1848.

Id. *Untersuchungen zur Ichthyologie.* Freiburg, 1857.

G. Fritsch. *Die elektrischen Fische. Nach neuen Untersuchungen anatomisch-zoologisch dargestellt.* Abth. I. *Malopterurus electricus.* Leipzig, 1887. (Voyez aussi les autres mémoires de cet auteur dans les Sitzungsberichten de l'Académie des Sciences de Berlin des cinq dernières années.)

C. Sachs. *Beobachtungen und Versuche am Südamerikanischen Zitteraale (Gymnotus electricus). In Briefen an den Herausgeber und mit Vorbemerkungen des letzteren (Du Bois-Reymond).* Arch. f. Anat. und Physiol. 1877.

L. Ranvier. *Leçons sur l'histologie du système nerveux.* T. II. Paris, 1872.

Id. *Sur les terminaisons nerveuses dans les lames électriques de la Torpille.* Comptes rendus. 20 déc. 1875.

Id. *Traité technique d'histologie.* 2e édition. Paris, 1889.

CHAPITRE CINQUIÈME

SYSTÈME NERVEUX

Le système nerveux, qui dérive de l'*ectoderme* (*feuillet sensoriel*) et dont le développement précoce indique la haute importance, se compose essentiellement de trois sortes d'éléments fondamentaux : 1° de CELLULES NERVEUSES; 2° de FIBRES *à double contour* et de *fibres pâles;* 3° du NÉVRILEMME et de la NÉVROGLIE, qui servent de gaines et de substance unissante (1). Il s'y ajoute enfin des enveloppes *mésodermiques* (*conjonctives*).

Le système nerveux se divise en trois parties principales : le SYSTÈME NERVEUX CENTRAL, le SYSTÈME NERVEUX PÉRIPHÉRIQUE et le SYSTÈME DU SYMPATHIQUE. Le premier qui comprend l'ENCÉPHALE et la MOELLE ÉPINIÈRE, provient *directement* de l'ectoderme, tandis que les nerfs périphériques avec leurs ganglions ne se développent que *secondairement.* Le système nerveux sympathique ne se développe qu'en troisième lieu et en connexion étroite avec le système nerveux périphérique, comme nous le montrerons plus tard.

I

Système nerveux central.

Le système nerveux central apparaît au début sous la forme d'un *sillon,* situé dans l'axe du corps, au-dessus de la corde dorsale, et auquel on donne le nom de SILLON MÉDULLAIRE. Il est primitivement formé, comme la couche superficielle de la peau dont il dérive, de *cellules épithéliales;*

(1) La névroglie, qui est surtout abondante à la face externe du système nerveux central ainsi que sur sa face interne qui limite les cavités intérieures, peut présenter des éléments figurés (cellules et prolongements) ou en être dépourvue; par sa disposition en réseau elle constitue une sorte de substance fondamentale dans laquelle sont contenus les éléments nerveux (*neurospongium* ou *myelospongium*). Les cellules de la névroglie peuvent devenir cornées (*hornspongiosa*), ce qui est facile à comprendre puisqu'elles dérivent de l'ectoderme.

mais plus tard, lorsque le sillon s'est transformé en tube (CANAL MÉDULLAIRE) par la soudure de ses bords, il se développe des fibres et par suite s'établit la conduction physiologique en *sens centripète* (nerfs sensibles) et en *sens centrifuge* (nerfs moteurs).

De bonne heure la partie antérieure du canal médullaire se distingue par son renflement considérable de la partie postérieure beaucoup plus longue et plus étroite, qui communique au début avec l'intestin caudal

Fig. 133.

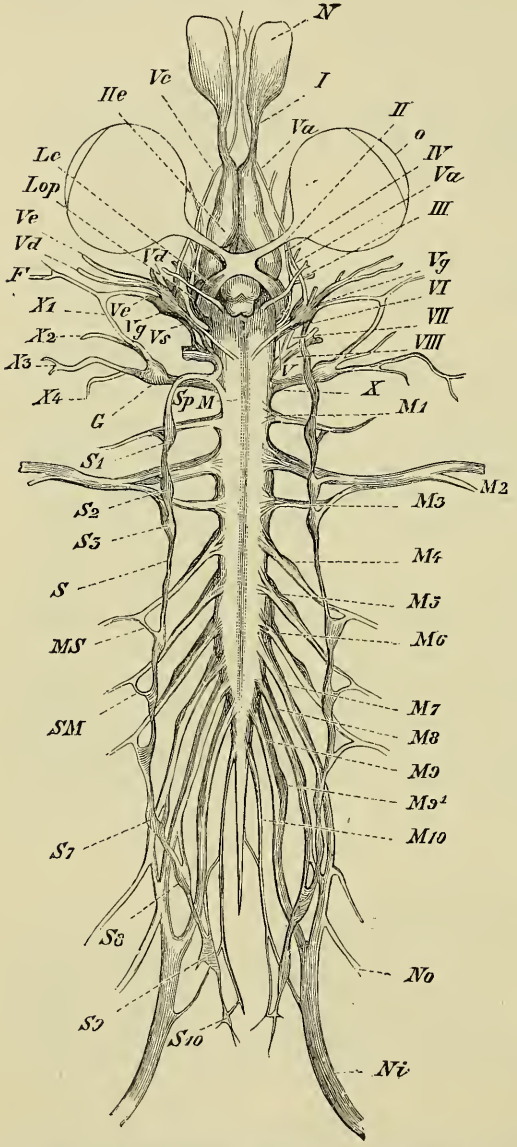


Fig. 134.

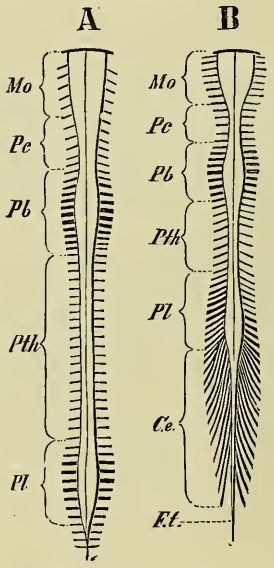


Fig. 134. — Schéma de la moelle épinière avec les nerfs qui en partent. A, la moelle s'étend jusqu'à l'extrémité de la queue. B, la moelle cesse bien avant l'extrémité de la queue et ne se prolonge en arrière que par le filum terminale (*F.t*). *Mo*, moelle allongée ; *Pc*, plexus cervical ; *Pb*, plexus brachial ; *Plh*, nerfs thoraciques ; *Pl*, plexus sacro-lombaire ; *Ce*, queue de cheval.

Fig. 133. — Système nerveux de la *Grenouille* (d'après A. ECKER). *He*, hémisphères cérébraux (cerveau antérieur) ; *Lob*, lobes optiques (cerveau moyen) ; *Lc*, bandelette optique ; *M*, moelle épinière ; M^1 à M^{10}, nerfs rachidiens, qui en *SM* envoient des anses anastomotiques aux ganglions (S^1—S^{10}) du sympathique ; *No*, nerf obturateur ; *Ni*, nerf sciatique ; *I* à *X*, première à dixième paire de nerfs craniens ; *G*, ganglion du nerf vague ; *Vg*, ganglion de Gasser ; *o*, globe oculaire ; *N*, sac nasal ; *Va* à *Ve*, les différentes branches du trijumeau ; *F*, nerf facial ; *Vs*, anastomose du sympathique avec le ganglion de Gasser ; X^1 à X^4, branches du vague. Quelques fibres du sympathique accompagnent la branche du nerf vague.

par le canal neurentérique (1). La première constitue l'*ébauche du cerveau*, la seconde l'*ébauche de la moelle épinière*. Toutes deux ont donc la même origine et renferment un canal appelé dans la moelle CANAL CENTRAL et dans le cerveau CAVITÉ DES VENTRICULES. Le canal central et la cavité des ventricules, primitivement très larges, se rétrécissent considérablement, surtout le premier, par suite de l'augmentation d'épaisseur de leurs parois.

Chez beaucoup de Vertébrés (*Téléostéens*, *Salamandra atra*, *Lacerta*, *Poulet*, beaucoup de *Mammifères*, par exemple la *Souris*, le *Chien*, le *Bœuf*, le *Mouton*, l'*Homme*) le canal médullaire présente pendant la période embryonnaire une *segmentation partielle;* mais ce dernier, comme j'ai déjà eu l'occasion de le faire remarquer dans l'introduction, est *primitivement uniforme* dans toute son étendue, sa segmentation est donc, comme celle de la colonne vertébrale, *secondaire* et il ne peut être question ici d'une *métamérie primaire*.

1. MOELLE ÉPINIÈRE

Au début la moelle épinière présente partout la même épaisseur, mais à mesure que le développement progresse, elle se renfle dans certaines régions déterminées d'où partent des nerfs volumineux destinés aux membres (*renflement brachial* ou *cervical* et *renflement lombaire*).

La moelle épinière a primitivement la même longueur que le canal rachidien (fig. 134 A), mais plus tard il arrive fréquemment qu'elle ne s'allonge pas autant que celui-ci et qu'elle reste beaucoup plus courte. Dans ce cas (*Primates*, *Chiroptères*, *Insectivores*, *Batraciens anoures*) les dernières paires de nerfs rachidiens forment un faisceau qui part en rayonnant de son extrémité postérieure; ce faisceau, d'où proviennent les nerfs sacrés, est encore contenu dans le canal rachidien et porte le nom de *queue de cheval* (fig. 134 B) (2). Néanmoins, même dans ces conditions, la moelle se prolonge encore très loin en arrière sous la forme d'un cordon très fin, connu sous le nom de *filum terminale*.

La moelle est divisée en deux *moitiés symétriques* par des sillons longitudinaux (*sillon médian antérieur* ou inférieur, *sillon médian postérieur* ou supérieur). Si l'on suppose tous les points d'implantation des racines inférieures (motrices) d'une part, et des racines supérieures (sensibles) d'autre part, réunies par une ligne droite, chaque moitié de la moelle se trouve partagée en trois *cordons*, un cordon inférieur, un cordon latéral et un cordon supérieur. En anatomie humaine ces cordons portent les noms de *cordons antérieur*, *latéral* et *postérieur*.

Quant à sa structure microscopique, la moelle présente toujours

(1) Chez les *Cyclostomes*, les *Téléostéens* et les *Ganoïdes osseux* l'ébauche du système nerveux central est représentée par une masse pleine de cellules, dans laquelle n'apparaît que *secondairement* une cavité. Bien que ce mode de développement ne diffère pas en principe du mode ordinaire, il est cependant digne de remarque.

(2) Chez les *Oiseaux* il n'y a pas de queue de cheval, car les nerfs, au sortir de la moelle, traversent aussitôt le canal rachidien. Au niveau du renflement lombaire les cordons postérieurs s'écartent l'un de l'autre, d'où résulte la formation du *sinus rhomboïdal sacré*. Le *filum terminale* manque tout à fait ou est à peine indiqué.

deux sortes de substances; la *substance blanche*, composée uniquement de *fibres;* la *substance grise*, composée principalement de *cellules nerveuses multipolaires*. Les rapports de ces deux substances chez les différents groupes, ainsi que dans les différentes régions de la moelle sont très variables, mais on peut dire d'une manière générale que la substance blanche est surtout située à la périphérie, la substance grise au centre.

Les enveloppes de la moelle épinière ou *méninges rachidiennes* seront étudiées plus loin.

2. ENCÉPHALE

Sur la partie antérieure du tube neural, qui de très bonne heure acquiert une grande épaisseur, apparaissent simultanément trois renflements, auxquels on donne les noms de VÉSICULES CÉRÉBRALES PRIMITIVES ANTÉRIEURE, MOYENNE et POSTÉRIEURE (fig. 135). La cavité de ces vésicules morphologiquement équivalentes correspond, comme on l'a vu plus haut, aux futurs *ventricules* et se continue directement avec le *canal central* de la moelle épinière.

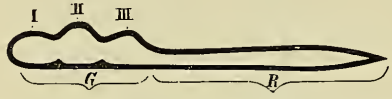


Fig. 135. — Ébauche embryonnaire du système nerveux central (schéma). *G*, encéphale avec ses trois vésicules primitives (*I*, *II*, *III*); *R*, moelle épinière.

Le nombre de ces vésicules est plus tard de *cinq* par suite de la division de la vésicule primitive antérieure et de la vésicule primitive postérieure. Ces cinq vésicules sont appelées (d'avant en arrière) CERVEAU ANTÉRIEUR SECONDAIRE OU CERVEAU PROPREMENT DIT, CERVEAU INTERMÉDIAIRE, CERVEAU MOYEN, CERVEAU POSTÉRIEUR SECONDAIRE et ARRIÈRE-CERVEAU (prosencéphale, thalamencéphale, mésencéphale, métencéphale, myélencéphale, Huxley) (1). Le cerveau moyen est appelé aussi *tubercules quadrijumeaux* (nom emprunté à l'anatomie humaine), le cerveau postérieur *cervelet* et l'arrière-cerveau *moelle allongée*. Ce dernier se développe de très bonne heure.

Du *cerveau antérieur secondaire*, qui se divise bientôt en deux HÉMISPHÈRES, dérivent les *lobes olfactifs*. C'est là un fait très important, car il est très probable que le développement phylogénique du cerveau antérieur secondaire est intimement lié à celui de l'organe olfactif.

La paroi basilaire de cette partie de l'encéphale s'épaissit pour former un *ganglion basilaire* volumineux qui fait saillie dans la cavité du ventricule; elle est ainsi distincte du reste de la vésicule, auquel on donne le nom de *zone palléale* (*pallium*, *manteau*) (fig. 136, *VH*, *Olf*, *Cs*).

Cette dernière partie de l'encéphale est appelée à jouer le rôle le plus important, car du développement et de la différenciation histologique plus ou moins considérable de sa *zone corticale* (substance grise

(1) Il va de soi que les *vésicules cérébrales antérieure* et *postérieure secondaires* ont une signification morphologique différente de celles des *vésicules primaires* de même nom et de la vésicule cérébrale moyenne. Il n'y a pas par conséquent ici homodynamie.

de l'écorce) et de l'apparition de certaines voies de conduction qui y aboutissent dépend le degré plus ou moins élevé du développement psychique de l'individu.

Par conséquent nous devons nous attendre à trouver le cerveau antérieur secondaire développé au maximum chez les *Mammifères* et surtout chez l'*Homme*. Mais il est à remarquer que, contrairement à l'opinion généralement admise, la couche corticale de substance grise n'existe pas chez tous les Vertébrés. Elle n'est donc pas une partie essentielle, nécessaire, du cerveau antérieur secondaire, et ce n'est que très graduellement et seulement chez les groupes supérieurs que les cellules nerveuses viennent se grouper dans la zone palléale pour constituer cette couche. Il n'y a pas sous ce rapport de série évolutive conti-

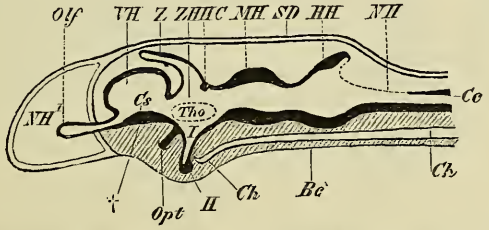


Fig. 136. — Coupe sagittale idéale du crâne et de l'encéphale d'un embryon de Vertébré (en partie d'après HUXLEY). *Bc*, base du crâne; *Ch*, corde dorsale; *SD*, voûte du crâne; *NH*¹, fosse nasale; *VH*, cerveau antérieur secondaire, en bas avec le corps strié (*Cs*), en avant avec le lobe olfactif (*Olf*); *ZH*, cerveau intermédiaire (cerveau antérieur primaire), qui se continue en dessus avec la glande pinéale (*Z*), en dessous avec l'infundibulum (*I*) et l'hypophyse (*H*). En avant s'est développé le nerf optique (*Opt*) et dans la paroi latérale la couche optique (*Tho*); *HC*, commissure postérieure; *MH*, cerveau moyen; *HH*, cerveau postérieur; *NH*, arrière-cerveau; *Cc*, canal central.

nue depuis les formes inférieures jusqu'aux formes les plus élevées. Il existe de grandes lacunes entre les *Poissons* et les *Amphibiens*, ainsi qu'entre ces derniers et les *Reptiles* (Edinger).

Et même quand l'écorce cérébrale a acquis son plus haut degré de développement, et que ses cellules présentent des cylindres-axes comme chez les Vertébrés supérieurs, elle ne recouvre cependant pas encore le cerveau tout entier. Il y a en effet des points dans le cerveau des *Primates* qui sont encore dépourvus d'écorce (*septum lucidum*). Chez les *Cyclostomes*, les *Téléostéens* et les *Ganoïdes*, *le manteau est formé d'une simple couche épithéliale*, *et par conséquent physiologiquement latent;* chez tous les autres Vertébrés il est formé par du tissu nerveux, mais sa région postérieure, limitrophe de l'extrémité antérieure du cerveau intermédiaire, est encore simplement épithéliale, et avec les *plexus choroïdes* est refoulée par les vaisseaux de la dure-mère dans les ventricules du cerveau antérieur.

Les deux hémisphères du cerveau antérieur secondaire sont reliés entre eux par des faisceaux de fibres qui constituent les COMMISSURES, le CORPS CALLEUX et le TRIGONE CÉRÉBRAL. Les premières qui réunissent d'une façon générale les *parties basilaires* des deux hémisphères, sont au nombre de trois, la *commissure antérieure*, la *commissure moyenne* et la *commissure postérieure*. La commissure antérieure appartient au cerveau antérieur secondaire, les deux autres sont situées dans la région du cerveau intermédiaire et du cerveau moyen.

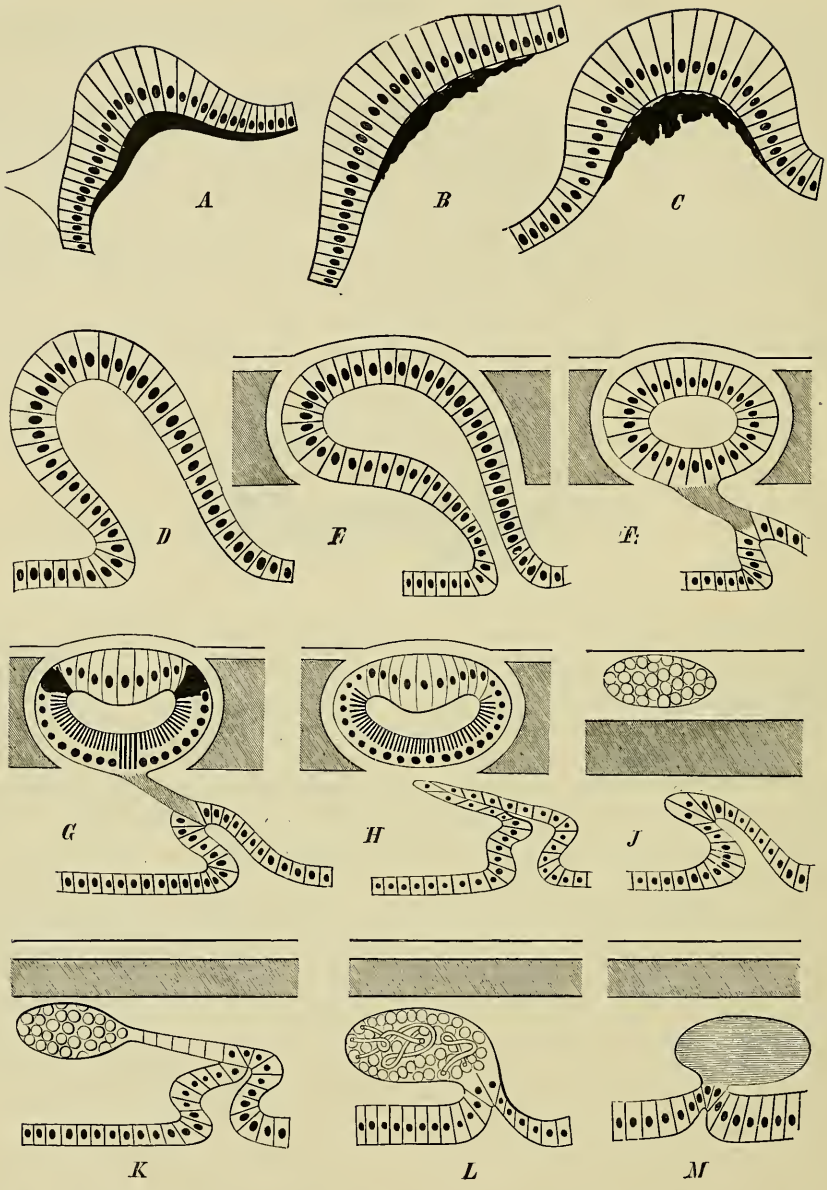


Fig. 137. — Schéma des différentes dispositions que présente l'œil pariétal dans les différentes classes (d'après W. B. Spencer).

A, embryon de *Tunicier* (disposition de l'œil pariétal chez les Urochordés ?). B, larve de *Bufo cinereus*. C, stade évolutif plus avancé de *Bufo cinereus*. D, ébauche de l'œil pariétal dans les embryons de tous les *Vertébrés supérieurs*. E, *Cyclodus* et *Sélaciens*. F, forme primitive de l'œil pariétal chez les *Anoures*, les *Lacertiliens* et les *Oiseaux*, permanente chez le *Chamaeleo*. G, *Lacertiliens*, *Labyrinthodontes* (*Stégocéphales*), ancêtres des *Sauropsidés*. H, beaucoup de *Lacertiliens* (Calotes, Seps, Leiodera, etc.). J, *Anoures* adultes. K, certains *Lacertiliens* (Ceratophora). L, *Oiseau* adulte. M, *Mammifère* adulte.

Les parties en hachures représentent la paroi du crâne; la couche claire située au-dessus représente la peau.

Le corps calleux et le trigone cérébral, bien que déjà ébauchés chez les Vertébrés inférieurs, ne sont complètement développés que dans les groupes supérieurs des Mammifères.

Chez tous les Vertébrés inférieurs aux Mammifères la surface des hémisphères est plus ou moins lisse; ce n'est que chez ces derniers qu'apparaissent des *sillons* (*fissurae*, *sulci*) et des *circonvolutions* (*gyri*). Il en résulte un plissement de l'ensemble de la zone palléale et par conséquent l'*augmentation de l'étendue de la substance grise corticale*.

Le CERVEAU INTERMÉDIAIRE, qui est limité en avant par la LAMINA TERMINALIS, donne naissance aux COUCHES OPTIQUES par épaississement de ses parois latérales. De sa base partent deux prolongements creux qui forment les VÉSICULES OPTIQUES PRIMITIVES, la *rétine* et les *nerfs optiques*. Enfin, de la voûte dérive la GLANDE PINÉALE, ou ÉPIPHYSE, et du plancher dérivent l'INFUNDIBULUM et une partie de la GLANDE PITUITAIRE, ou HYPOPHYSE.

L'ÉPIPHYSE est primitivement un *organe visuel impair*, qui, par la disposition de ses éléments rétiniens et par les rapports du nerf afférent avec la rétine, rappelle celui de certains Invertébrés (ŒIL PARIÉTAL OU PINÉAL); sauf chez quelques *Sauriens*, il est en voie de métamorphose régressive. La figure 137 montre le degré de cette atrophie dans les différents groupes de Vertébrés (1). Primitivement l'œil pariétal était situé chez tous les Vertébrés à la surface du crâne, au niveau de la peau ou immédiatement au-dessous, et il communiquait à travers le *trou pariétal*, qui existe encore chez beaucoup de Sauriens actuels (voy. le crâne), avec le cerveau intermédiaire. Cette disposition persiste aujourd'hui encore chez certains *Sauriens* (voir le paragraphe relatif à ces animaux); mais chez les *Sélaciens*, les *Ganoïdes* (tous?), chez les *Batraciens anoures*, cette communication se trouve déjà interrompue pendant la période embryonnaire par l'oblitération du trou pariétal. Dans beaucoup de cas (beaucoup de *Poissons tous les Urodèles*, beaucoup de *Reptiles, tous les Oiseaux* et les *Mammifères*) cet organe n'atteint plus la peau, il ne traverse plus la voute cranienne; c'est la dernière étape de l'atrophie.

Nous renverrons pour la structure microscopique de l'œil pariétal au paragraphe relatif au cerveau des *Reptiles*. Il serait difficile de décider quel est phylogéniquement le plus ancien de l'œil pair ou de l'œil impair des Vertébrés. L'ontogénie des Reptiles est favorable à la première hypothèse, car chez le *Lacerta* les deux vésicules optiques sont déjà très développées alors que l'évagination épiphysaire commence à peine à apparaître.

L'HYPOPHYSE se compose de deux lobes, l'un postérieur nerveux, l'autre antérieur glandulaire; le premier dérive du cerveau intermédiaire. Si l'on considère que sa première ébauche est identique à celles de l'épiphyse et des vésicules optiques, qu'elle provient comme elles d'un diverticule du cerveau intermédiaire, on ne peut se défendre d'admettre qu'elle a dû aussi être primitivement un *organe sensoriel*. Cette hypothèse ne peut pas, il est vrai, être démontrée actuellement, cependant il me paraît légitime de la formuler.

La partie antérieure de l'hypophyse est produite par un prolongement de l'épithélium, qui se sépare de la cavité buccale primitive et qui se transforme plus tard en un organe glandulaire. Il est manifeste qu'il exerce une fonction de sécrétion (sécrétion du liquide du ventricule?) (2).

(1) Sur la figure nous avons également représenté l'organe de la vue des *Tuniciers*, sans cependant vouloir nous ranger par là à l'opinion de B. Spencer sur la phylogénie de cet organe.

(2) L'hypophyse augmente de grosseur à mesure que l'on descend dans la série des Vertébrés. Cela est surtout vrai pour les *Sélaciens*, les *Ganoïdes* et les *Dipnoïques*.

Le cerveau antérieur primaire et le cerveau antérieur secondaire sont situés dans la partie précordale du crâne. Deux organes des sens, l'organe de la vue et l'organe de l'odorat, ont joué le principal rôle dans leur phylogénie.

Les vésicules cérébrales placées en arrière correspondent à la partie cordale du crâne; leur conformation se rapproche de plus en plus de celle de la moelle à mesure qu'elles sont situées plus en arrière. Sauf le CERVEAU POSTÉRIEUR SECONDAIRE OU CERVELET, qui dans les types supérieurs se divise en deux parties latérales (*hémisphères*), réunies par une partie médiane, le *vermis*, elles ne subissent pas des transformations aussi considérables que les deux vésicules cérébrales antérieures. Nous nous bornerons par conséquent à dire que le cerveau moyen donne naissance à la *région des* TUBERCULES QUADRIJUMEAUX ainsi qu'aux *pédoncules cérébraux* en arrière et en dessous, et que le toit de l'ARRIÈRE-CERVEAU ou MOELLE ALLONGÉE s'atrophie, tandis que son plancher s'épaissit considérablement et forme en avant, dans la région du cerveau postérieur secondaire, le PONT DE VAROLE. *Il est à remarquer que les noyaux d'origine de la plupart des nerfs craniens sont situés dans la région de l'arrière-cerveau*, ce qui indique la grande importance au point de vue physiologique de cette partie de l'encéphale.

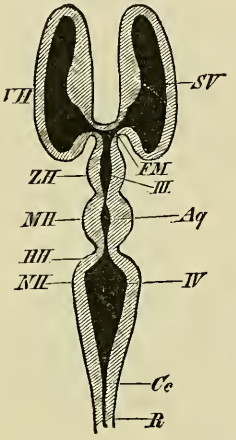


Fig. 138. — Schéma des ventricules de l'encéphale des *Vertébrés*. *VH*, cerveau antérieur secondaire (hémisphères cérébraux) avec les ventricules latéraux (*SV*, premier et deuxième ventricule); *ZH*, cerveau intermédiaire avec le troisième ventricule *(III)*; dans son prolongement antérieur est situé chez les Mammifères le septum pellucidum qui renferme le cinquième ventricule; il n'est pas représenté dans la figure. Les ventricules latéraux communiquent avec le troisième ventricule par les trous de Monro *(FM)*; *MH*, cerveau moyen, dans lequel est situé le canal de communication entre le troisième et le quatrième ventricule (aqueduc de Sylvius, *Aq*); *HH*, cerveau postérieur; *NH*, arrière-cerveau avec le quatrième ventricule (*IV*); *Cc*, canal central de la moelle épinière (*R*).

Dans le développement ultérieur de l'encéphale nous signalerons encore les faits suivants:

Les parois des vésicules cérébrales s'épaississent de plus en plus, de sorte que leurs cavités intérieures ou VENTRICULES se trouvent de plus en plus réduites.

Il existe toujours un *système de ventricules impairs* situé dans l'axe de l'encéphale et un *système de ventricules pairs*. Ce dernier est situé dans les hémisphères du cerveau antérieur; il constitue les ventricules latéraux (premier et deuxième ventricule); il communique de chaque côté par le *trou de Monro* (*FM*) avec le système impair (fig. 138, *SV*) (1). Les ventricules latéraux ne sont pas les prolongements directs du canal médullaire primitif, mais les diverticules d'une cavité qui représente la partie antérieure de ce canal. Celle-ci se termine dans la région limitée en

(1) Le troisième ventricule peut d'ailleurs aussi devenir pair par la formation de diverticules latéraux.

bas par le chiasma des nerfs optiques. Le système des ventricules impairs se compose du troisième, du quatrième et du cinquième ventricule ainsi que de l'*aqueduc de Sylvius* (1). Les rapports des ventricules avec les différentes parties de l'encéphale sont représentés dans la figure 138. Chez les *Mammifères* à ces quatre ventricules s'ajoute le cinquième ventricule, que nous venons de mentionner, et dont le développement est corrélatif de celui du corps calleux et du trigone cérébral (septum pellucidum). Il n'est donc pas homologue aux autres et a morphologiquement une tout autre signification.

Au début les cinq vésicules cérébrales sont situées sur un plan horizontal, mais bientôt se montre la FLEXION CRANIENNE, c'est-à-dire que les vésicules s'infléchissent, décrivent une courbe à concavité inférieure de sorte qu'à un certain moment le sommet de la courbe est occupé par le cerveau moyen (fig. 139). On lui donne le nom de *flexion apicale* (*SB*) pour la distinguer des deux autres flexions, la *flexion du pont* et la *flexion nuchale* (*BB*, *NB*), qui apparaissent principalement chez les Mammifères. Le développement du crâne ainsi que l'accroissement en longueur très rapide de l'encéphale jouent un grand rôle dans la production de ces courbures.

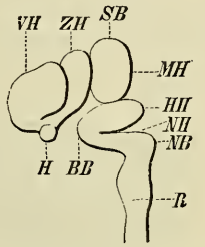


Fig. 139. — Flexion cranienne chez les *Mammifères*. *VH*, cerveau antérieur ; *ZH*, cerveau intermédiaire avec l'hypophyse (*H*) sur sa base ; *MH*, cerveau moyen qui forme en *SB* la partie la plus élevée du tube cérébral tout entier (flexion apicale) ; *HH*, cerveau postérieur ; *NH*, arrière-cerveau formant en *NB* la flexion nuchale ; *BB*, flexion du pont entre *HH* et *NH*, *R*, moelle épinière.

Ces courbures s'effacent plus tard complètement chez les *Poissons* et les *Amphibiens ;* dans les types supérieurs, surtout chez les *Mammifères*, elles restent plus ou moins prononcées. Mais ici les rapports primitifs se compliquent encore, parce que les *hémisphères du cerveau antérieur secondaire prennent un très grand développement, s'étendent en arrière et recouvrent graduellement ainsi toutes les autres parties de l'encéphale.* Il en résulte que les différentes parties de l'encéphale, qui étaient d'abord *situées les unes derrière les autres*, *se recouvrent* de telle sorte que le cerveau intermédiaire, le cerveau moyen, le cerveau postérieur et l'arrière-cerveau se trouvent placés à la base des hémisphères cérébraux.

3. Méninges craniennes et rachidiennes

Les *membranes d'enveloppe* de l'encéphale sont produites par la différenciation d'une couche indifférente de tissu conjonctif située entre les organes centraux du système nerveux et les pièces osseuses qui les entourent. Chez les *Poissons* il n'y a que deux membranes, la DURE-MÈRE

(1) L'aqueduc de Sylvius est le canal qui fait communiquer le troisième ventricule avec le quatrième (fig. 138, *Aq*).

qui tapisse la face interne de la capsule cranienne et la PIE-MÈRE qui recouvre l'encéphale. Cette dernière correspond en même temps à l'ARACHNOÏDE des Vertébrés supérieurs; *celle-ci ne forme donc pas encore ici une couche différenciée.* Toutes deux contiennent des vaisseaux; la première sert de périchondre ou de périoste au crâne, la seconde, beaucoup plus vasculaire, sert à la nutrition du cerveau. La *dure-mère* est formée de deux lamelles qui ne sont séparées dans toute l'étendue du système nerveux central que chez les Vertébrés inférieurs; chez les Vertébrés supérieurs elles ne sont nettement distinctes que dans le canal rachidien; dans le crâne elles sont soudées ensemble (1). Comme l'encéphale des Poissons ne remplit pas à beaucoup près toute la cavité de la capsule cranienne, il reste entre les deux un espace lymphatique péricérébral (et périmédullaire) assez vaste qui correspond à l'*espace sus-arachnoïdien* des Vertébrés supérieurs.

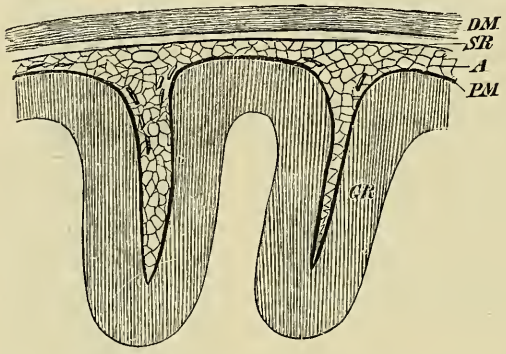


Fig. 140. — Enveloppes de l'encéphale de l'*Homme* (d'après SCHWALBE). *DM*, dure-mère; *SR*, espace sus-arachnoïdien; *A*, arachnoïde; *PM*, pie-mère; *GR*, substance grise corticale du cerveau.

La différenciation de la membrane vasculaire primaire en pie-mère et en arachnoïde résulte de ce que dans les points où se produisent des dépressions profondes à la surface de l'encéphale elle se divise en deux lamelles, l'une profonde qui reste fixée à l'encéphale et qui pénètre même dans les ventricules (*toile choroïdienne*, *plexus choroïdes*), l'autre externe qui passe au-dessus des dépressions à la manière d'un pont (fig. 140).

Il se produit de la sorte un espace lymphoïde, *espace sous-arachnoïdien*, mais qui n'est jamais aussi différencié que l'espace sus-arachnoïdien.

Avant de passer à l'étude de l'encéphale dans les divers groupes de Vertébrés, je ferai remarquer que les nerfs craniens seront traités à part dans un chapitre spécial; je n'aurai donc pas à m'en occuper ici. D'ailleurs ils sont très exactement représentés dans les figures, de sorte qu'il est facile de les reconnaître sans l'aide d'une description. Ils sont partout désignés par les noms et par les numéros qu'on leur donne en anatomie humaine.

(1) Chez les Mammifères on trouve sur la face interne de la dure-mère des prolongements fibreux, auxquels on donne les noms de *faux du cerveau* et de *tente du cervelet*. La faux, qui commence à apparaître chez les Oiseaux où elle est encore très peu développée, s'enfonce dans la grande scissure interhémisphérique entre les deux moitiés du cerveau antérieur. La tente est située entre le cerveau postérieur et les lobes occipitaux du cerveau antérieur; La dure-mère des Mammifères renferme des SINUS, qui reçoivent le sang veineux de l'encéphale et le déversent dans la veine jugulaire interne.

Poissons.

Amphioxus. Le renflement conique de l'extrémité antérieure de la moelle épinière présente une dilatation du canal central, que l'on doit considérer comme homologue à un *ventricule*. Sur la face dorsale cette cavité ventriculaire s'ouvre librement à l'extérieur, et cet orifice ne peut correspondre qu'à un *neuropore*, c'est-à-dire au dernier reste de la communication de l'encéphale avec l'épiderme (Hatschek). Si cette opinion est exacte, rien n'empêche d'admettre que la vésicule cérébrale conique de l'Amphioxus correspond à la *vésicule cérébrale antérieure* et peut-être aussi à la *vésicule cérébrale moyenne* des autres *Vertébrés*, et que les parties postérieures du cerveau, c'est-à-dire le cerveau postérieur et l'arrière-cerveau, ne sont pas encore différenciés de la moelle épinière. Le neuropore correspond-il également à l'organe olfactif, c'est ce qui n'est actuellement pas possible de décider.

Cyclostomes. L'encéphale des Cyclostomes offre une conformation très inférieure ; sous bien des rapports il représente un type embryonnaire. Cela est vrai surtout du cerveau de l'*Ammocète* caractérisé par sa forme grêle et allongée. Les différentes parties de l'encéphale sont situées presque horizontalement les unes derrière les autres, et ce qu'il y a de plus intéressant c'est que *la partie du cerveau antérieur secondaire, que nous avons désignée plus haut sous le nom de zone palléale* ou de *pallium, n'est formée que par une seule couche de cellules épithéliales* (1). Elle est recouverte sur sa face dorsale par la pie-mère. Sur la figure 141 la zone palléale a été enlevée, mais on a conservé la partie basilaire épaissie. En avant cette dernière se continue avec les *lobes olfactifs* (*Lol*), dans chacun desquels le ventricule envoie un prolongement.

Le *cerveau postérieur* et l'*arrière-cerveau* sont très longs, de sorte que l'encéphale de l'*Ammocète* présente l'aspect de la moelle épinière. Par contre chez le *Petromyzon* les différentes parties de l'encéphale, principalement le *cerveau moyen*, sont plus ramassées et plus larges. Il en est de même chez la *Myxine*, dont l'encéphale présente manifestement une conformation très inférieure. Chez aucun Cyclostome l'*épiphyse* ne traverse la voûte cranienne.

L'épiphyse de l'*Ammocète* et du *Petromyzon* se divise en une partie proximale en forme de tige et une partie distale composée de deux vésicules, situées l'une au-dessus de l'autre. Sur la circonférence ventrale de la vésicule dorsale, la plus volumineuse des deux, se trouve une couche épithéliale stratifiée, dont les cellules présentent des stries rayonnantes et un peu de pigment ; ce sont les *derniers vestiges de l'œil pariétal*. Il n'y a aucune trace de *cristaltin*. Il est remarquable que chez les *Pétromyzontes* adultes, plus rarement chez l'*Ammocète*, cet organe est bondé de pigment et qu'il s'avance davantage du côté dorsal, comme s'il tendait à reconquérir son ancien rôle physiologique (Beard).

(1) Il en est de même de la région palléale du *Petromyzon*. Quant à la *Myxine* et au *Bdellostoma* on ne sait rien à ce sujet.

Sélaciens. L'encéphale des *Sélaciens* représente aussi, comme celui des *Cyclostomes*, un type embryonnaire arrêté dans son développement, mais ses différentes parties sont déjà beaucoup plus différenciées. D'après la forme extérieure du cerveau on peut diviser les Sélaciens en deux

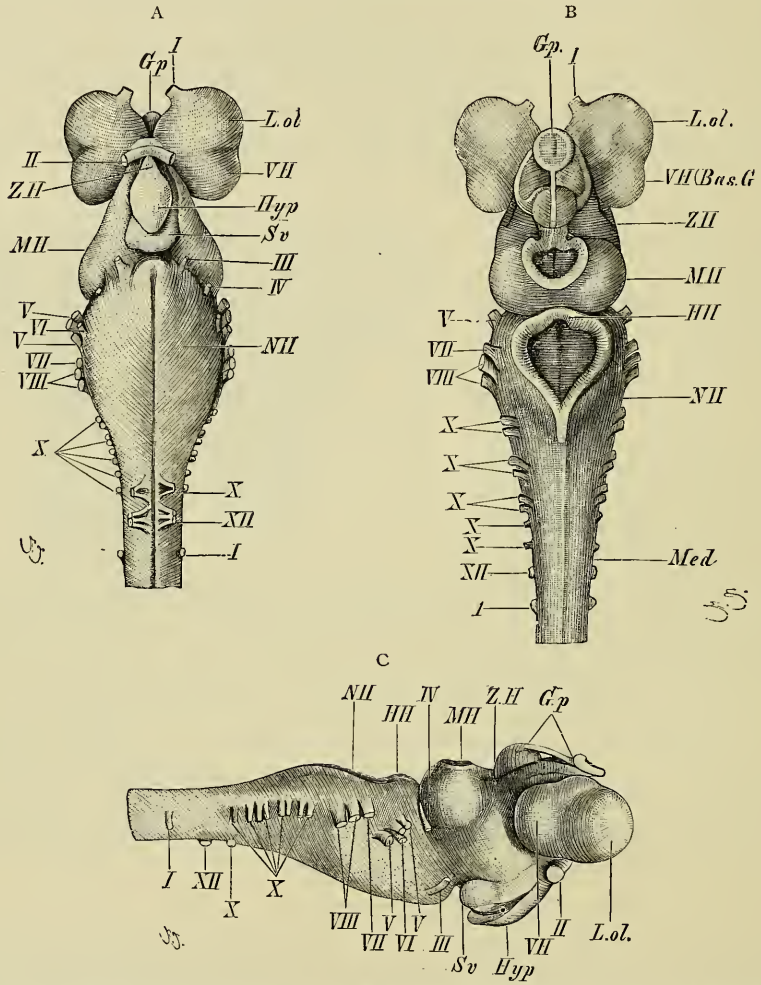


Fig. 141. — Encéphale de l'*Ammocoetes*. A, face inférieure. B, face supérieure. C, face latérale. *VH*, cerveau antérieur et son ganglion basilaire (*Bas. G*) ; *L. ol*, lobe olfactif ; *ZH*, cerveau intermédiaire ; *Gp*, glande pinéale ; *Hyp*, hypophyse ; *Sv*, saccus vasculosus ; *MH*, cerveau moyen ; *HH*, cerveau postérieur ; *NH*, arrière-cerveau ; *Med*, moelle épinière ; *I* à *XII*, première à douzième paire de nerfs craniens.

grands groupes. Le premier groupe, représenté par les *Spinacidés*, les *Scymnus*, les *Notidanides*, possède un encéphale étroit et très allongé, le second, qui comprend tous les autres Sélaciens, a un encéphale plus large et moins allongé, et dont les différentes parties sont plus rapprochées les unes des autres. Chez presque tous les Squales le cerveau

antérieur se distingue des autres parties de l'encéphale par son volume considérable. Tantôt sa symétrie bilatérale est nettement marquée (*Notidanides*), tantôt elle est fort peu distincte (*Scyllium*) ; mais, même dans

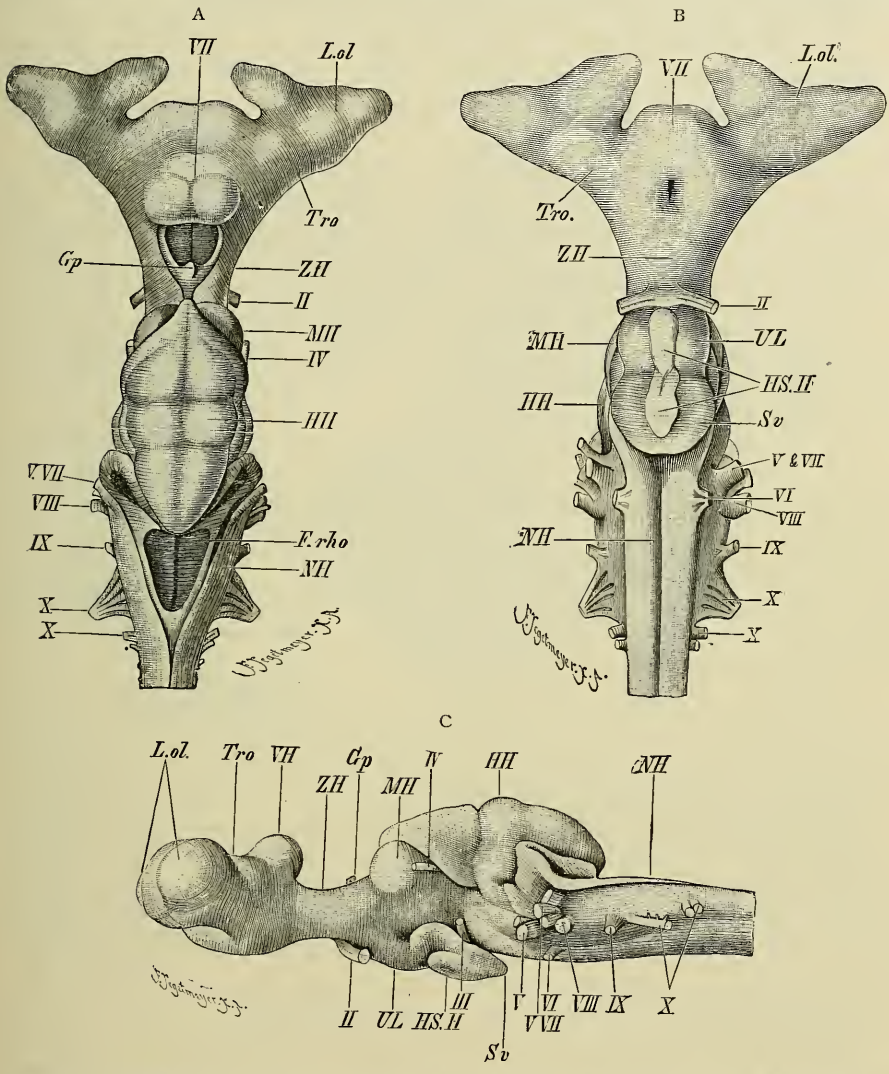


Fig. 142. — Encéphale de *Scyllium canicula*. A, face dorsale. B, face inférieure. C, face latérale. *VH*, cerveau antérieur ; *L. ol*, lobe olfactif ; *Tro*, bandelette olfactive ; *ZH*, cerveau intermédiaire ; *Gp*, glande pinéale coupée ; *UL*, lobes inférieurs ; *HS.H*, hypophyse ; *Sv*, saccus vasculosus ; *MH*, cerveau moyen ; *HH*, cerveau postérieur ; *NH*, arrière-cerveau ; *F. rho*, sinus rhomboïdal ; *I* à *X*, première à dixième paire de nerfs craniens. La fente entre le cerveau intermédiaire et le sinus rhomboïdal est recouverte par de l'épithélium et par des plexus choroïdes. Les racines ventrales du nerf vague ne sont pas représentées sur la figure B.

ce dernier cas, il existe dans l'intérieur des traces du système de ventricules pairs. Le manteau n'est jamais *complètement* partagé en deux hémisphères chez aucun Sélacien.

L'embryologie donne l'explication de ce fait; elle montre en effet que la masse principale de l'encéphale des Sélaciens est formée par le *cerveau antérieur primaire, qui n'est pas divisé*. Les *Raies* ne présentent que le cerveau antérieur primaire (de sorte que le manteau et la base sont confondus), les *Squales* présentent déjà l'ébauche, variable suivant les espèces, du cerveau antérieur secondaire (Edinger).

Les *lobes olfactifs*, très variables d'ailleurs par leur forme et leur longueur, se font remarquer par leur volume; les ventricules envoient des prolongements dans leur intérieur (comp. les expériences faites à ce sujet par J. Steiner).

Le *cerveau intermédiaire* enclavé, comme une étroite commissure, entre le cerveau antérieur et le cerveau moyen, donne naissance, sur sa face supérieure, à une *épiphyse tubuleuse*, dont la longueur est telle qu'elle peut s'étendre au delà de l'extrémité antérieure de l'encéphale. L'extrémité antérieure de ce tube pénètre jusque dans la voûte cranienne (fig. 137).

Sur le plancher du cerveau intermédiaire se trouvent deux paires de diverticules creux, auxquels on donne les noms de *lobes inférieurs* et de *saccus vasculosus* ou *processus infundibuli*. Génétiquement ils ont des rapports avec l'infundibulum et aussi avec l'hypophyse.

Le *cerveau postérieur* est toujours volumineux; il peut se diviser en plusieurs lamelles ou lobes situés les uns derrière les autres, et recouvrir dans une étendue plus ou moins grande l'*arrière-cerveau*. Chez les *Squales* ce dernier est allongé et cylindrique; chez les *Raies* il est moins allongé, plus élargi et triangulaire. Sur le plancher du quatrième ventricule sont situés chez les *Torpilles* les *lobes électriques*, qui renferment de nombreuses cellules nerveuses colossales. Pour plus amples détails nous renverrons à la figure 142.

Ganoïdes. Le tube cérébral est ici, comme chez les *Sélaciens* et les *Dipnoïques*, mais d'une manière moins prononcée, infléchi vers le bas au niveau de la partie antérieure du cerveau moyen; il se continue vers la base avec la paroi de l'infundibulum.

Le *manteau* qui est formé, dans presque toute son étendue, chez les *Sélaciens*, par une masse nerveuse, a subi ici des transformations régressives, de sorte qu'il est *exclusivement constitué*, comme nous l'avons déjà constaté chez les *Cyclostomes, par des formations épithéliales et par une masse d'enveloppe membraneuse* (1). Les sacs ventriculaires épithéliaux sont *pairs*, et cette disposition est très nettement indiquée extérieurement, grâce à la présence d'une *faux du cerveau*.

Le *cerveau intermédiaire*, qui est profondément enfoncé, donne naissance à un *tube épiphysaire* volumineux (2), dont l'extrémité distale

(1) Chez l'*Amia* cette métamorphose régressive est moins avancée; la paroi interne du pallium est seule formée de tissu épithélial.

(2) La *glande pinéale* du *Polyptère* présente une conformation tout à fait particulière. Elle se compose d'un énorme sac épithélial, situé sur la ligne médiane; son étendue est presque égale à celle d'une des deux vésicules hémisphériques épithéliales. De même que celle-ci, elle est aussi recouverte par un tissu lymphoïde épais et correspond morphologiquement au toit du cerveau intermédiaire. La vésicule épiphysaire ainsi constituée s'étend sur une grande partie de la face dorsale de l'encéphale, c'est-à-dire depuis le cerveau antérieur secondaire jusqu'à la partie antérieure de l'arrière-cerveau (Waldschmid).

aboutit à une fossette creusée dans la voûte du crâne (1). L'*hypophyse* (2), les *lobes inférieurs* et le *saccus vasculosus* sont très volumineux.

Le *cerveau moyen* chez l'*Acipenser* n'est pas aussi nettement divisé en dessus en deux lobes que chez les Poissons osseux; sa base est directement placée dans le prolongement de l'axe de la moelle allongée.

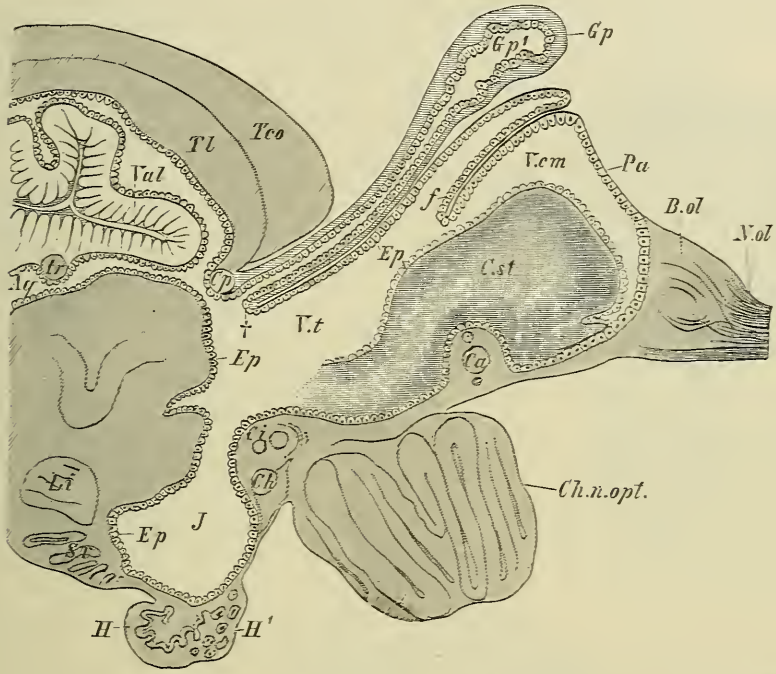


Fig. 143. — Coupe sagittale de la moitié antérieure de l'encéphale des *Téléostéens*, d'après un dessin de Rabl-Rückhard représentant l'encéphale de la Truite. *Tco*, voûte des lobes optiques; *Cp*, commissure postérieure; *Gp*, glande pinéale avec une cavité *Gp*¹ dans son intérieur. En † la paroi antérieure de la glande pinéale, qui est tapissée comme la face interne tout entière des ventricules par l'épendyme (*Ep*, *Ep₁*, se continue avec le toit épithélial du cerveau antérieur secondaire *Pa* (pallium). Celui-ci forme en *f* un repli; *V. cm*, ventricule commun du cerveau antérieur secondaire; *V. t*, troisième ventricule; *B. ol*, bulbe olfactif; *N. ol*, nerf olfactif; *Ca*, commissure antérieure; *C. st*, corps strié, que l'on doit supposer situé latéralement du plan médian, qui est le plan de la figure; *Ch. n. opt*, chiasma des nerfs optiques; *Ci*, commissure inférieure (Gudden); *Ch*, commissure horizontale (Fritsch); *J*, infundibulum; *H*, *H*¹, hypophyse; *Sc*, saccus vasculosus; *Li*, lobes inférieurs; *Aq*, aqueduc de Sylvius; *tr*, nerf pathétique; *Val*, valvule du cervelet.

Enfin le *cerveau postérieur* a la forme d'une lamelle transversale (*valvula cerebelli*), et, comme chez les Téléostéens, elle s'enfonce dans

(1) L'épiphyse traverse-t-elle réellement chez les jeunes *Sturioniens*, comme on l'a prétendu, la paroi du crâne, c'est ce que des recherches futures décideront.

(2) L'*hypophyse* a chez le *Polyptère* une structure glandulaire. Elle est composée d'un grand nombre de tubes épithéliaux enchevêtrés, qui s'ouvrent en différents points dans l'infundibulum et *qui ont manifestement pour fonction de sécréter le liquide du ventricule*. Il est intéressant de remarquer que dans la période post-embryonnaire persiste chez cet animal un canal épiphysaire dirigé vers la bouche. Il est situé, ainsi que la masse de l'hypophyse entourée d'une couche épaisse de tissu lymphoïde, dans un canal osseux particulier, séparé de la cavité cranienne proprement dite et qui est formé par un processus médian de la paroi (trabéculaire) du crâne (Waldschmid).

le ventricule du cerveau moyen; latéralement elle présente un tubercule saillant.

L'encéphale de l'*Amia* forme la transition à celui des *Téléostéens*.

Téléostéens. Ici aussi le *pallium* est épithélial, mais il ne présente pas de scissure médiane. Néanmoins il existe des *ventricules latéraux*, mais ils sont si peu développés, qu'ils passent facilement inaperçus. Sur la base sont situées, comme chez les *Ganoïdes*, des masses nerveuses volumineuses, qui correspondent probablement au *segment externe du noyau lenticulaire* (*putamen*) et au *noyau caudé* des Vertébrés supérieurs. De ces parties basilaires du cerveau antérieur, réunies par une commissure (*commissure antérieure*) (1), partent des faisceaux de fibres à myéline (*pédoncules cérébraux*) qui se rendent à la moelle épinière à travers le cerveau intermédiaire et le cerveau moyen.

Fig. 144. — Coupe transversale de l'encéphale d'un *Téléostéen*. *fr*, os frontal, sous lequel la glande pinéale *(Gp)* est vue en coupe; *Pm*, au-dessous la pie-mère; *Pa*, pallium formé par une couche épithéliale simple, c'est-à-dire voûte du cerveau antérieur secondaire ou des hémisphères; *V. cm*, ventricule commun; *Ep* épeudyme; *T*, *T*, bandelette olfactive à la base des corps striés *(C.st)*.

Chez les Téléostéens, comme dans beaucoup d'autres ordres de Poissons, la masse du cerveau est séparée des parois du crâne par une couche d'un liquide graisseux et lymphatique, de sorte qu'elle est loin de remplir la cavité cranienne.

Nous avons vu que le cerveau des *Sélaciens* a une conformation très variable; la variété de formes qu'il présente est bien autrement grande chez les *Téléostéens;* elle est même beaucoup plus considérable que dans aucun autre groupe de Vertébrés. On comprend, par conséquent, qu'il nous soit impossible d'entrer ici dans les détails, et que nous soyons obligés de nous borner à des considérations très générales. Avant tout nous ferons remarquer que les différences principales, qui distinguent le cerveau des Téléostéens de celui des Sélaciens, consistent dans ses dimensions toujours plus petites.

Le cerveau intermédiaire se trouve également ici refoulé profondément entre le cerveau antérieur et le cerveau moyen (voy. les Ganoïdes) et ce dernier est toujours très développé (fig. 145).

Le *cerveau postérieur* est volumineux et en règle générale vient se loger dans la cavité du cerveau moyen (*valvula cerebelli*); cependant on observe sous ce rapport de nombreuses variations.

Les *lobes olfactifs* existent généralement, mais l'*épiphyse* est d'ordinaire bien plus atrophiée que chez les Ganoïdes et les Sélaciens. Les *lobes inférieurs*, l'*hypophyse* et le *saccus vasculosus* jouent un grand rôle,

(1) La commissure antérieure renferme des faisceaux de fibres qui réunissent non seulement les *lobes olfactifs*, mais aussi les *hémisphères* entre eux.

Par conséquent se trouvent déjà ébauchés ici un corps calleux et une commissure antérieure semblables à ceux des Vertébrés supérieurs (Osborn).

mais présentent également de nombreuses variations dans leur forme et leurs dimensions.

L'encéphale des Téléostéens par l'ensemble de sa conformation occupe une place à part ; il semble être le dernier terme d'une longue série de

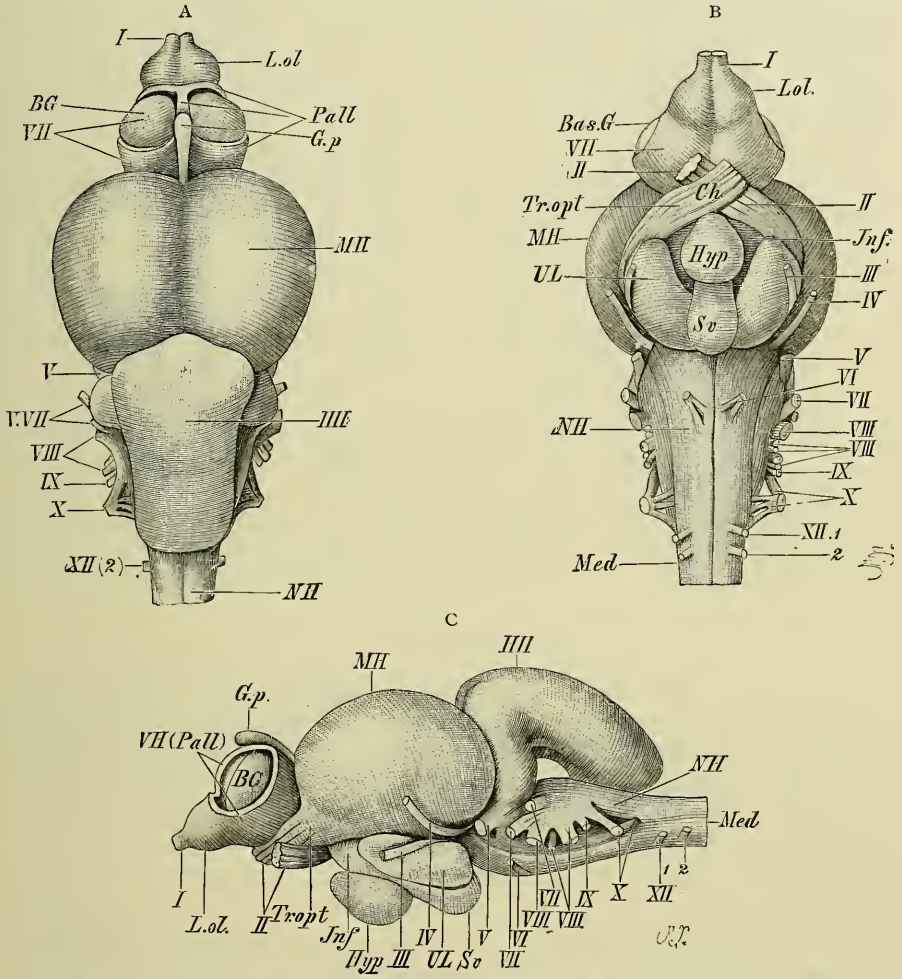


Fig. 145. — Encéphale du *Salmo fario*. A, face supérieure. B, face inférieure. C, face latérale. *VH*, cerveau antérieur ; *Pall*, manteau ; *BG* et *Bas. G*, ganglion basilaire du cerveau antérieur ; *L.ol*, lobe olfactif ; *G. p*, glande pinéale ; *Inf*, infundibulum ; *Hyp*, hypophyse ; *Sv*, saccus vasculosus ; *UL*, lobes inférieurs ; *Tr. opt*, bandelette optique ; *Ch*, chiasma ; *MH*, cerveau moyen ; *HH*, cerveau postérieur ; *NH*, arrière-cerveau ; *Med*, moelle épinière ; *I* à *XII*, première à douzième paire de nerfs crâniens. La douzième paire est représentée par le premier nerf rachidien *(1)* ; *2*, deuxième nerf rachidien.

*formes évolutives, dont il n'est pas possible jusqu'à présent de déterminer exactement le point de départ. Il ne se rattache directement ni à l'*ENCÉPHALE DES CYCLOSTOMES, *ni à l'*ENCÉPHALE DES SÉLACIENS ; *mais on peut affirmer qu'il est passé par une phase intermédiaire analogue à celle des Ganoïdes. Nous avons d'ailleurs vu plus haut que l'*ENCÉPHALE DES GANOÏDES *a déjà subi des réductions.*

Dipnoïques.

Ici on constate de nombreux points de rapprochements avec le *cerveau des Amphibiens;* par exemple la présence d'un *manteau nerveux* bien différencié et le développement en général considérable du cerveau antérieur. Le cerveau postérieur diffère aussi beaucoup par son aspect extérieur de celui des Poissons. Il ne forme plus une masse aussi volumineuse que chez les Sélaciens et les Téléostéens, mais la présence d'une *valvula cerebelli* dénote encore une organisation inférieure.

Chez le *Ceratodus* les deux hémisphères cérébraux sont soudés l'un avec l'autre sur la face dorsale ; chez le *Protopterus* au contraire, la scissure interhémisphérique les sépare complètement, de sorte qu'ils ne sont réunis que très en arrière par la *commissure antérieure*. Les *lobes olfactifs* et le *chiasma des nerfs optiques* ne sont visibles extérieurement que chez le *Ceratodus;* ils existent cependant chez le *Protopterus*, mais ils sont situés dans l'intérieur de l'encéphale.

La *glande pinéale* est réduite à un sac épithélial, qui repose sur le cerveau intermédiaire et qui n'arrive pas jusqu'à la voûte du crâne. L'*infundibulum* et l'*hypophyse* sont très développés ; cette dernière s'étend en arrière jusqu'au niveau de l'arrière-cerveau.

Comme on l'a vu plus haut, le *cerveau intermédiaire* et le *cerveau antérieur* forment un coude très prononcé avec les autres parties de l'encéphale.

Amphibiens.

Le *cerveau antérieur* se distingue de celui des Dipnoïques par la structure supérieure du manteau, qui se compose d'ailleurs, comme chez ces animaux, d'une couche externe fibreuse et d'une couche interne renfermant de nombreuses cellules. Le *ganglion basilaire* est ici encore moins développé, car il ne représente plus qu'un épaississement de la paroi des hémisphères, plus ou moins saillant dans le ventricule. L'encéphale des Amphibiens ne constitue pas une forme de passage à celui des Reptiles; j'insiste expressément sur ce point; il occupe une position tout à fait à part. Si le cerveau antérieur a une conformation différente de celui des Vertébrés inférieurs, la simplicité, la transparence du *cerveau intermédiaire* et du *cerveau moyen* surprennent, quand on se rappelle les rapports compliqués qu'ils présentent chez les Poissons.

Les Amphibiens sont de tous les Vertébrés ceux dont l'encéphale a la conformation la plus simple (Edinger).

L'encéphale des *Urodèles* est encore inférieur à celui des *Anoures*. Les différentes parties sont ici plus étroites et plus espacées, et par suite le cerveau intermédiaire est bien plus visible.

Les hémisphères cérébraux chez les *Urodèles* sont presque cylindriques et séparés par la scissure interhémisphérique jusqu'au niveau de

la commissure antérieure (1) ; chez les *Anoures* ils sont soudés en avant dans une petite étendue, immédiatement en arrière des lobes olfactifs.

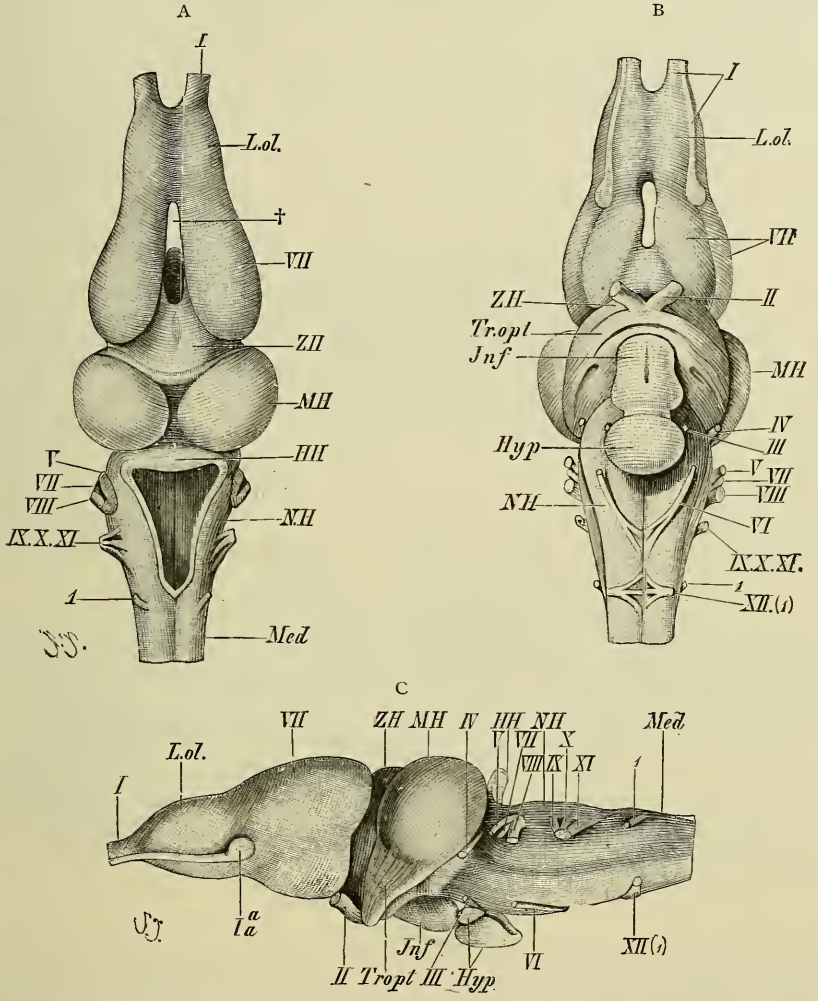


Fig. 146. — Encéphale de *Rana esculenta*. A, face supérieure. B, face inférieure. C, face latérale. *VH*, cerveau antérieur ; *ZH*, cerveau intermédiaire ; *MH*, cerveau moyen ; *HH*, cerveau postérieur ; *NH*, arrière-cerveau ; *Med*, moelle épinière ; *I* à *XII*, première à douzième paire de nerfs craniens ; *1*, *1*, premier nerf rachidien ou hypoglosse (*XII* (1)) ; *L. ol*, lobe olfactif ; † lacune entre les deux hémisphères ; *Tropt*, bandelette optique ; *Inf*, infundibulum ; *Hyp*, hypophyse.

(1) La grosse masse fibreuse dorsale de cette commissure correspond au *corps calleux*, la masse ventrale correspond à la *commissure antérieure proprement dite* des Mammifères. Cette dernière réunit d'une façon générale les parties dorsales et internes des hémisphères ; la première établit des communications entre la partie ventro-latérale des deux hémisphères, entre les lobes olfactifs et la région temporale. Les rapports sont les mêmes chez les *Reptiles*, mais ici, en outre, un faisceau particulier représente déjà la *voûte à trois piliers*. Il en est de même chez les *Oiseaux*, mais chez eux la partie interne du pallium étant beaucoup plus réduite, le faisceau de fibres qui correspond au corps calleux est plus petit que chez les Amphibiens et les Reptiles (voyez aussi l'encéphale des Téléostéens) (Osborn).

Les *lobes olfactifs* sont toujours très distincts. Le *cerveau moyen* pair et le *cerveau intermédiaire* sont, comme chez les Dipnoïques, étranglés et constituent de la sorte, un pont commissural entre l'arrière-cerveau et le cerveau postérieur d'une part et le cerveau antérieur d'autre part. Mais par contre chez les *Anoures* le cerveau moyen est composé de deux corps ovales, qui font fortement saillie sur les côtés, et forme par conséquent la partie la plus large de l'encéphale. Le *cerveau postérieur* chez les Anoures aussi bien que chez les Urodèles n'est représenté que par une lamelle transversale légèrement renflée sur sa partie médiane. En arrière le *sinus rhomboïdal* est largement ouvert (lorsqu'on a écarté les plexus choroïdes et le revêtement épithélial).

Ajoutons quelques détails sur le *cerveau intermédiaire*. L'*infundibulum* et l'*hypophyse* sont toujours bien développés. Sur la voûte se trouvent les *plexus choroïdes* et une *épiphyse* très réduite. Chez les Urodèles cette dernière ne dépasse pas la cavité cranienne, mais chez les larves des Anoures elle est beaucoup plus longue et son extrémité terminale arrive jusqu'au niveau de la peau. Plus tard la paroi cranienne en s'ossifiant la sépare du cerveau intermédiaire ; elle dégénère et se transforme en tissu conjonctif avant que l'œil pinéal ne se soit ébauché (1).

Si l'on considère que l'on trouve un *trou pariétal* chez les *Stégocéphales paléozoïques* ainsi que chez les *vrais Sauriens fossiles*, que de plus chez l'*Anthracosaurus raniceps* il n'était pas recouvert par la peau, mais s'ouvrait librement à l'extérieur comme les orbites, on est conduit à penser qu'il existait jadis un œil pariétal bien développé chez les ancêtres des Amphibiens actuels.

L'encéphale des Gymnophiones présente des hémisphères pourvus de lobes olfactifs et beaucoup plus volumineux que chez tous les autres Amphibiens. Dans leur intérieur est situé un gros ganglion basilaire, recouvert de plexus choroïdes. Les autres parties de l'encéphale sont recouvertes en grande partie par les hémisphères et sont pressés les unes contre les autres. L'*infundibulum* et l'*hypophyse* sont très saillants en arrière et cette dernière s'étend presque jusque sur la face inférieure de l'arrière-cerveau. La *glande pinéale* est plus atrophiée que chez aucun autre Amphibien (Waldschmid).

Reptiles.

On rencontre pour la première fois chez les Reptiles, comme l'a montré Edinger, dans la région dorsale des hémisphères une véritable écorce cérébrale *composée de trois couches et caractérisée par des cellules pyramidales*, à laquelle sont dévolues, chez toutes les formes supérieures jusqu'à l'Homme, les fonctions psychiques. Chez les *Anamniens* on ne sait pas encore où elles sont localisées, mais il est probable que ce doit être dans le *cerveau moyen* et dans le *cerveau postérieur* (comp. les expériences de J. Steiner)

Chez tous les Reptiles les *hémisphères* sont bien développés, et d'une manière générale la conformation de l'encéphale toute entier dévoile

(1) Chez le Crapaud commun (*Bufo cinereus*) cet organe renferme encore du pigment.

un degré supérieur. Cela s'applique particulièrement aux *systèmes de fibres*, sur lequel j'ai déjà attiré l'attention (voyez la note, page 159). Nous avons vu en effet qu'il existe déjà chez eux une ébauche de *voûte à trois piliers*, et j'ajouterai qu'en même temps que la voûte se développe pour la première fois la *corne d'Ammon* avec les plexus choroïdes correspondants. Un second système de fibres important réunit des parties dorsales de l'écorce avec des parties situées en arrière et en

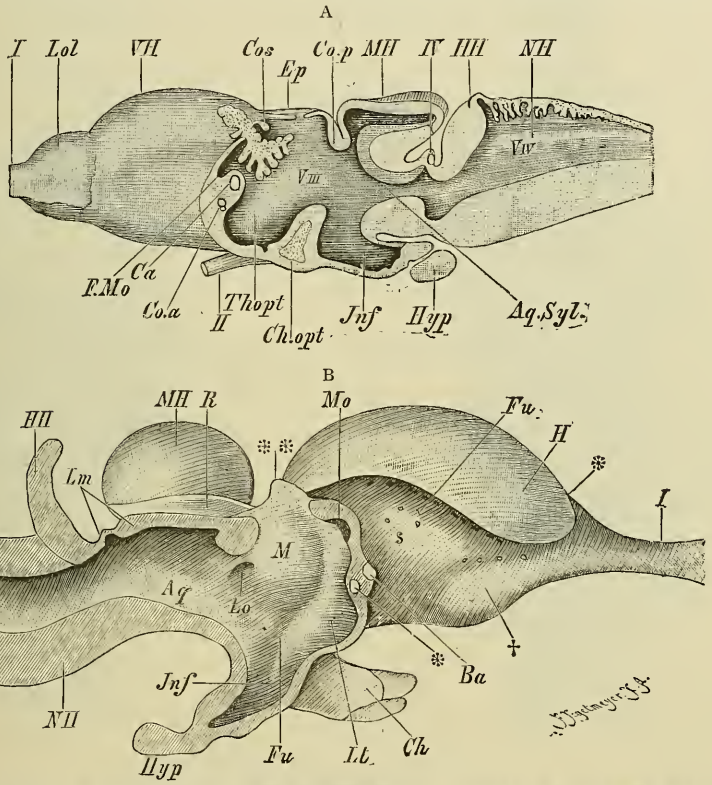


Fig. 147. — A, coupe sagittale de l'encéphale de *Rana* (d'après F. Osborn). B, coupe sagittale de l'encéphale de l'*Hatteria punctata*.

VH, *MH*, *HH*, *NH*, cerveau antérieur, moyen, postérieur et arrière-cerveau. *H*, hémisphère cérébral de l'*Hatteria*, qui présente sur la face interne un sillon *(Fu)* percé de nombreux trous vasculaires *(s)*; ce sillon sépare en * le cerveau antérieur de la bandelette olfactive; †, racine principale de la bandelette olfactive; *Lol*, lobe olfactif; *I*, *II*, *IV*, origines des nerfs olfactif, optique et pathétique; *Ep***, épiphyse coupée; *Ch. opt* et *Ch.*, chiasma des nerfs optiques; *Lt*, lamina terminalis; *Co. a*, commissure antérieure; chez l'Hatteria elle est désignée par *; *Ba*, *Ca*, corps calleux, au-dessus le trou de Monro (*F. Mo* et *Mo*), au-dessus encore dans l'encéphale de Grenouille le plexus choroïde représenté en teinte plus claire; *Cos*, commissure supérieure; *Co.p*, commissure postérieure; *VIII*, *VIV*, troisième et quatrième ventricules; *Th. opt*, *M*, couche optique. Sur la paroi latérale du troisième ventricule de l'*Hatteria* se trouvent un orifice *(Lo)* et un sillon *(Fu)*; *Aq* et *Aq. Syl.*, aqueduc de Sylvius; *Inf*, infundibulum; *Hyp*, hypophyse.

bas; dans son trajet il passe dans la paroi interne des hémisphères, puis au-dessus des pédoncules cérébraux et se termine probablement dans les couches optiques. Chez les *Oiseaux*, où il est très développé, il est connu depuis longtemps et porte le nom de *faisceau de la cloison sagittale* (Edinger). Pour bien faire comprendre la conformation de l'encéphale des

Reptiles, nous renverrons à la figure 147, où nous avons fait représenter comparativement en coupe sagittale l'encéphale de l'*Hatteria* et celui de la *Grenouille*. On y verra également la disposition du système des ventricules.

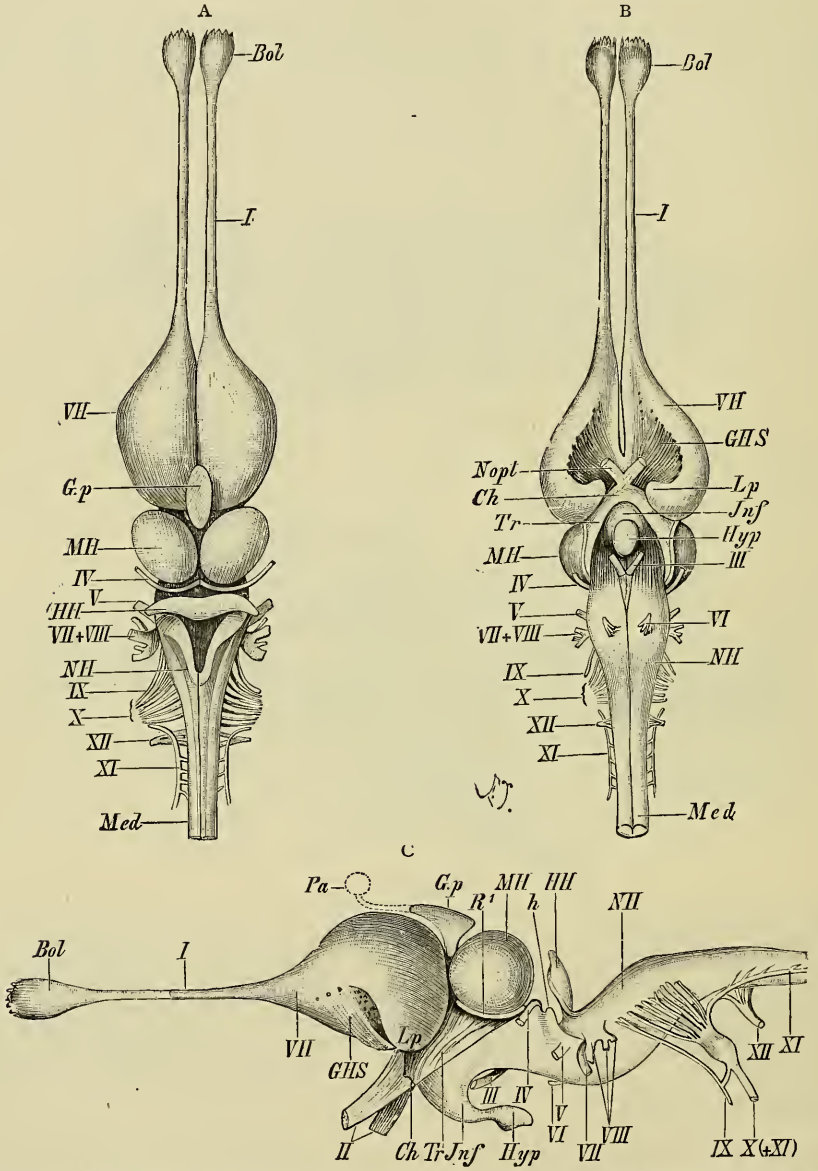


Fig. 148. — Encéphale de l'*Hatteria punctata*. A, face supérieure. B, face inférieure. C, face latérale. *VH*, cerveau antérieur; *MH*, cerveau moyen; *HH*, cerveau postérieur; *NH*, arrière-cerveau; *Med*, moelle épinière; *I* à *XII*, première à douzième paire de nerfs craniens; *Bol*, lobe olfactif; *GHS*, pédoncules cérébraux; *Lp*, saillies du cerveau (lobes occipitaux?); *N. opt*, nerf optique; *Ch*, chiasma; *Tr*, bandelette optique; *Inf*, infundibulum; *Hyp*, hypophyse; *G. p*, glande pinéale se terminant en *Pa*, par l'œil pariétal; *R*', bandelette annulaire à la base du cerveau moyen; *h*, petit tubercule en avant du cerveau postérieur.

Le type supérieur de l'encéphale des Reptiles se manifeste encore par la tendance plus marquée de ses différentes parties à se recouvrir

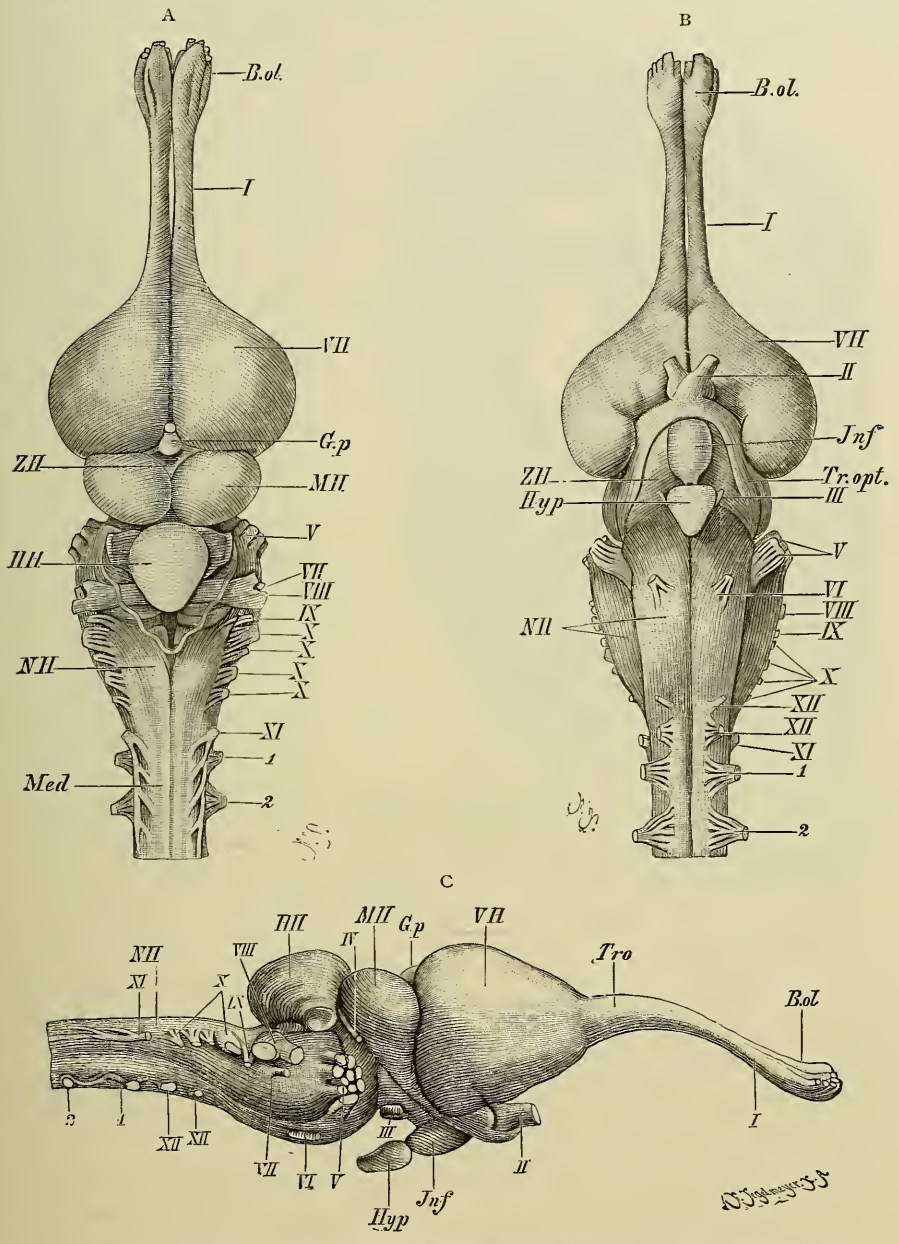


Fig. 149. — Encéphale d'*Alligator*. A, face supérieure. B, face inférieure. C, face latérale. *VH*, cerveau antérieur; *ZH*, cerveau intermédiaire; *MH*, cerveau moyen; *HH*, cerveau postérieur; *NH*, arrière-cerveau; *I* à *XII*, première à douzième paire de nerfs craniens; *1* et *2*, premier et deuxième nerf rachidien; *B. ol*, lobe olfactif; *Tro*, bandelette olfactive; *G. p*, glande pinéale; *Tr. opt*, bandelette optique; *Inf*, infundibulum; *Hyp*, hypophyse; *Med*, moelle épinière.

les unes les autres. Cette disposition est surtout très prononcée chez les *Agames* et les *Ascalabotes;* elle est moins marquée chez les *Serpents*, les *Tortues* et les *Crocodiles*. Cela s'explique par la conformation différente du crâne, et je renverrai par conséquent au passage de l'introduction du squelette céphalique où il est question de l'étranglement interorbitaire du tube cranien.

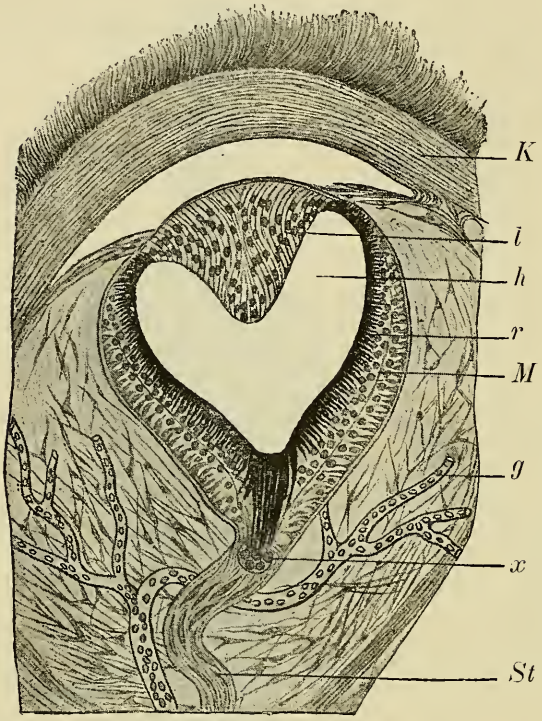


Fig. 150. — Coupe longitudinale de la capsule conjonctive et de l'œil pinéal de l'*Hatteria punctata* (légèrement grossie, d'après Baldwin Spencer).

La partie antérieure de la capsule conjonctive remplit le trou pariétal.

K, capsule conjonctive; *l*, cristallin; *h*, cavité de l'œil remplie de liquide; *r*, partie rétinienne de la vésicule oculaire; *M*, couche moléculaire de la rétine; *g*, vaisseaux sanguins; *x*, cellules dans le pédoncule de l'œil pinéal; *St*, pédoncule de l'œil pinéal comparable au nerf optique.

Comme partout, le *ganglion basilaire* est situé aussi sur la paroi inférieure du cerveau antérieur, mais sa forme et ses dimensions sont très variables, et il commence déjà à se différencier. Chez l'*Hatteria*, dont le squelette présente, comme on sait, des points de ressemblance avec celui des Amphibiens, l'encéphale rappelle encore celui des Urodèles. Les *pédoncules cérébraux*, dont j'ai déjà parlé à propos du cerveau des Poissons, sont bien nettement composés de faisceaux de fibres rayonnants. Les fibres sont *pourvues de myéline.*

Les *lobes olfactifs* peuvent être très distincts ou faire complètement défaut. Dans la règle la *bandelette olfactive* très allongée est terminée par un *lobe olfactif* d'où partent les filets nerveux destinés à l'appareil de l'odorat (fig. 148, 149).

Le *cerveau intermédiaire* est toujours profondément enfoncé et à peine visible en dessus. Il présente un infundibulum très distinct et une épiphyse, dont il sera question un peu plus loin.

Le *cerveau moyen*, d'où partent les *bandelettes optiques*, est toujours pair, ou même divisé en quatre lobes (1). Le *cerveau postérieur* se divise

(1) J'ai montré, il y a déjà longtemps, que l'on doit voir dans cette disposition l'ébauche de la *paire postérieure des tubercules quadrijumeaux des Mammifères.* Bellonci n'a donc aucun droit à me disputer la priorité.

en une *partie médiane* volumineuse et *deux parties latérales;* il recouvre souvent, comme une valvule, une partie du sinus rhomboïdal; il atteint son plus grand développement chez les *Crocodiles.* Chez beaucoup de Reptiles, surtout chez les *Sauriens*, il est à peine plus développé que chez les Amphibiens, et présente par conséquent un contraste frappant avec le cerveau postérieur volumineux de la plupart des Poissons.

Il est impossible d'entrer ici dans de plus amples détails et de décrire les différences que l'on observe dans des différents ordres; mais il est un point de l'encéphale des *Sauriens* qui dénote son caractère primitif et qui doit attirer notre attention; je veux parler de la *glande pinéale*, qui a encore conservé ici son rôle primitif d'*organe visuel impair*, semblable sous un certain rapport à l'œil de certains Invertébrés.

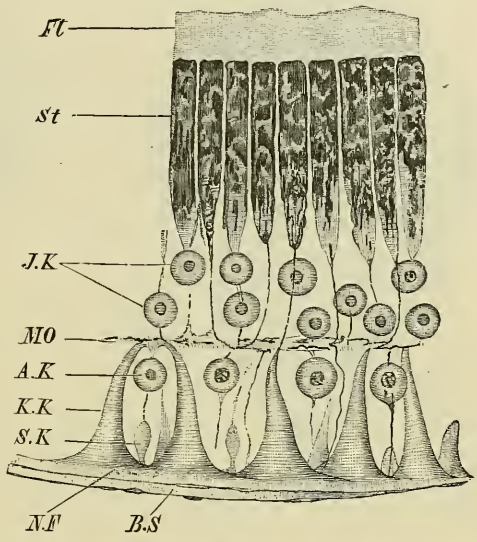


Fig. 151. — Coupe de la rétine de l'*Hatteria punctata* (d'après W. B. Spencer).
Ft, liquide dans l'intérieur de la vésicule oculaire; *St*, bâtonnets entourés de pigment, dirigés vers le centre de la vésicule oculaire; *J.K*, éléments globuleux internes (grains); *MO*, couche moléculaire; *A.K*, éléments coniques et *S.K*, éléments fusiformes, auxquels aboutissent des nerfs; *N.F*, couche de fibres nerveuses; *B.S*, couche de tissu conjonctif qui limite l'œil pinéal en dehors.

Cet organe est constitué par l'extrémité supérieure renflée, vésiculaire, du *tube épiphysaire*, qui est située en dessous du point du crâne où se trouve le *trou pariétal*. La paroi supérieure de ce renflement s'est épaissie et transformée en *cristallin*, la paroi postérieure, souvent aplatie, représente une *rétine* formée de plusieurs couches. L'organe est entouré par une capsule de tissu conjonctif. Chez l'*Hatteria* et chez beaucoup d'autres Sauriens on constate nettement la présence d'un nerf optique formé par le tube épiphysaire primitivement creux, mais chez le *Lézard* et l'*Orvet* il est dégénéré, il n'est plus représenté que par du tissu conjonctif, de sorte que l'œil pinéal est séparé de la voûte du cerveau intermédiaire qui lui a donné naissance. Sa conformation générale est incomparablement plus simple chez le *Lacerta* et l'*Anguis* que chez l'*Hatteria*, principalement en ce qui concerne la rétine.

Dans beaucoup de cas la peau (ainsi que le tissu conjonctif et la dure-mère sous-jacents), qui recouvre l'œil pinéal, est *dépourvue de pigment* et parfois même si transparente, qu'elle semble représenter une sorte de *cornée*, ce qui autorise à admettre que cet organe n'a pas encore complètement cessé de fonctionner.

Oiseaux.

Le ganglion basilaire du cerveau antérieur atteint ici un développement relatif plus considérable que chez aucun autre animal, mais par contre la formation corticale n'est guère plus développée que chez les

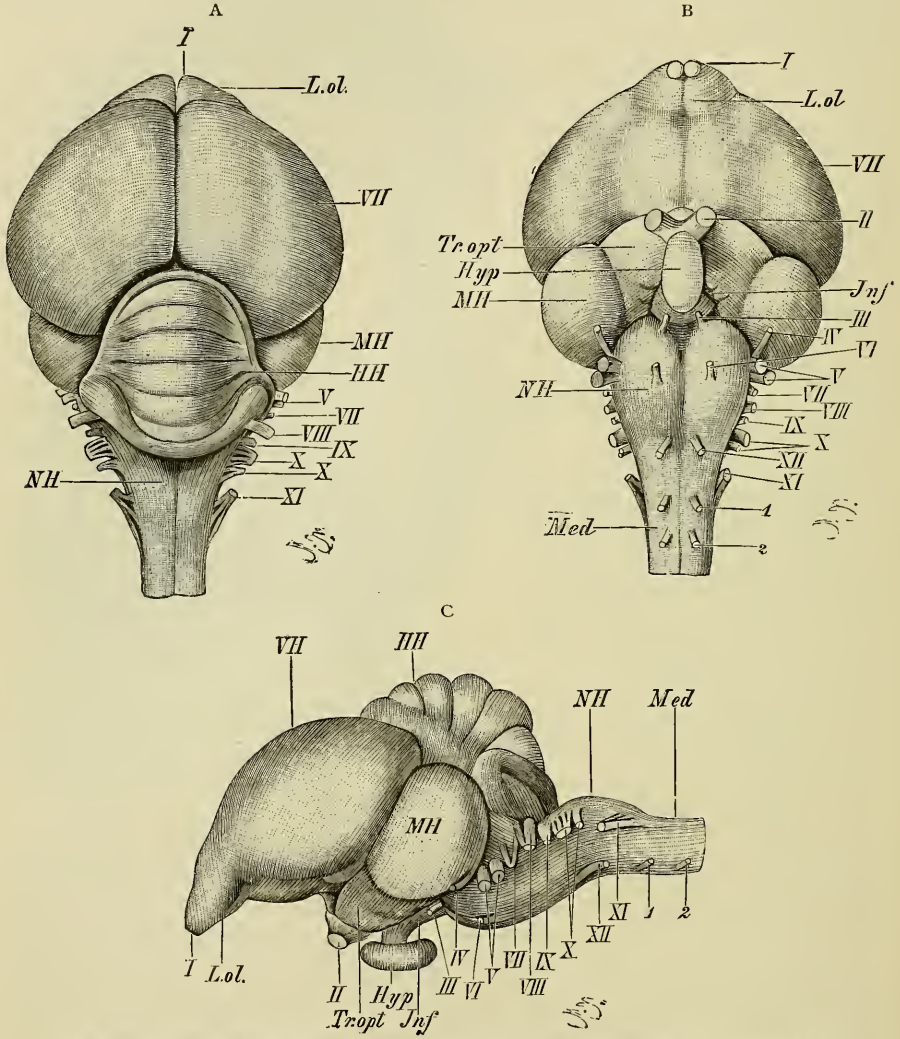


Fig. 152. — Encéphale de *Pigeon*. A, face supérieure. B, face inférieure. C, face latérale. *VH*, cerveau antérieur ; *MH*, cerveau moyen ; *HH*, cerveau postérieur ; *NH*, arrière-cerveau ; *Med*, moelle épinière ; *I* à *XII*, première à douzième paire de nerfs craniens ; *1* et *2*, premier et deuxième nerf rachidien ; *L. ol*, lobe olfactif ; *Tr. opt*, bandelette optique ; *Inf*, infundibulum ; *Hyp*, hypophyse.

Reptiles. Dans l'intérieur du ganglion apparaissent de nouveaux groupes de cellules et de nouveaux faisceaux de fibres ; à côté persistent les *pédoncules cérébraux* que nous avons déjà décrits chez tous les autres Verté-

brés, à partir des Poissons. Quant au *faisceau médullaire de la cloison sagittale*, au *corps calleux* et à la *voûte à trois piliers*, nous renverrons à l'encéphale des Amphibiens et des Reptiles.

La tendance que présentent déjà les diverses parties de l'encéphale

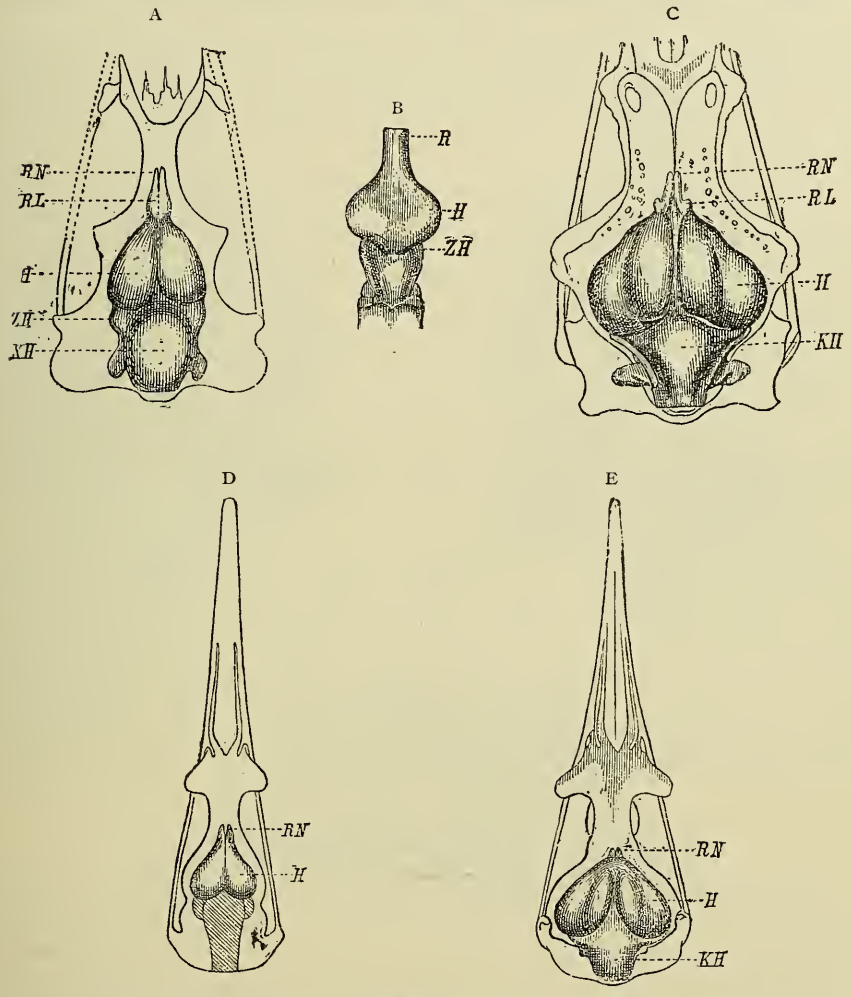


Fig. 153. — A, Encéphale d'*Hesperornis regalis*. B, encéphale d'*Alligator*. C, encéphale de *Colymbus torquatus*. D, encéphale d'*Ichthyornis victor*. E, encéphale d'*Hirondelle de mer (Sterna cantiaca)*. (Toutes ces figures d'après MARSH.) *RL*, lobes olfactifs ; *RN*, nerfs olfactifs *(R)* ; *H*, hémisphères ; *ZH*, cerveau intermédiaire ; *KH*, cervelet.

de certains Reptiles à se recouvrir les unes les autres est encore plus marquée ici par suite du grand développement du cerveau antérieur et de son ganglion basilaire, de sorte que les parties postérieures sont en grande partie cachées et refoulées vers le bas ; le *cerveau postérieur* reste seul à découvert dans toute son étendue et ferme en arrière le sinus

rhomboïdal (quatrième ventricule). Il se compose d'une *portion médiane*, volumineuse, recourbée, déjà ébauchée chez les Reptiles et de deux *portions latérales* (*flocculi*), dont la forme et la grosseur sont excessivement variables.

Les deux moitiés du *cerveau moyen* sont écartées l'une et l'autre et rejetées vers le bas, de sorte qu'elles se rapprochent du chiasma des nerfs optiques, qui sont ici très volumineux, et se trouvent situées dans un enfoncement limité par le cerveau antérieur, le cerveau postérieur et l'arrière-cerveau (1). Les *lobes olfactifs*, quand ils existent, sont peu développés.

La *glande pinéale* peut, par suite du grand développement du cerveau antérieur, changer de position, et chez certains Oiseaux elle n'est plus dirigée en avant, mais en haut et un peu en arrière. Ses parois sont en grande partie transformées en tissu conjonctif, mais son extrémité distale est encore adhérente à la dure-mère. Intérieurement elle présente nettement le caractère épithélial, glandulaire ; elle est traversée par de nombreux tractus fibreux et est très vasculaire. L'épiphyse est, comme partout, divisée en une partie distale volumineuse et une partie proximale qui a la forme d'un pédoncule. Cette dernière se continue avec la voûte du cerveau intermédiaire, dont la partie médiane et la partie antérieure sont enclavées entre les deux moitiés du cerveau moyen.

L'axe longitudinal de l'encéphale présente une direction à peu près verticale, correspondant à celle de la base de l'encéphale, de sorte qu'elle forme presque un angle droit avec l'axe longitudinal de la tête, qui s'étend horizontalement de la fente du bec à l'occiput. Les *Odontornithes* crétacés, l'*Hesperornis* en tête, possédaient un encéphale et des hémisphères très petits. Leur encéphale est incomparablement plus rapproché de celui des *Reptiles* (*Alligator*) que de celui d'aucun des Oiseaux actuels. Les *lobes olfactifs*, qui, nous l'avons vu, ne jouent qu'un rôle très secondaire chez les Oiseaux, étaient très volumineux chez les Odontornithes. Les nerfs olfactifs traversent deux orifices pour pénétrer dans les fosses nasales. Le nerf optique et le cerveau postérieur muni de *flocculi* distincts était très développé.

Mammifères.

La couche corticale du manteau du cerveau antérieur, encore si incomplète chez les *Sauropsidés*, présente des plis et forme une enveloppe complète au cerveau tout entier. De nombreux Mammifères ont encore des hémisphères *lisses*. A l'état embryonnaire le cerveau a une grande ressemblance avec celui des Reptiles et des Oiseaux, mais plus tard, par suite de la différenciation très prononcée du manteau, il présente un caractère particulier; celui-ci en effet, en s'accroissant de plus en plus, recouvre la plus grande partie ou même la totalité des autres parties de l'encéphale.

L'apparition des replis de l'écorce cérébrale est due à deux causes,

(1) Le cerveau moyen présente déjà une région qui correspond aux tubercules quadrijumeaux postérieurs des Mammifères.

à l'accroissement propre de l'écorce, et en second lieu à ce que l'accroissement du cerveau et du crâne ne sont pas proportionnels.

Un grand nombre de fibres prennent leur origine dans l'écorce; elles constituent la *couronne rayonnante*. Leur nombre, très élevé chez l'Homme, est peu considérable chez les Vertébrés inférieurs; chez quel-

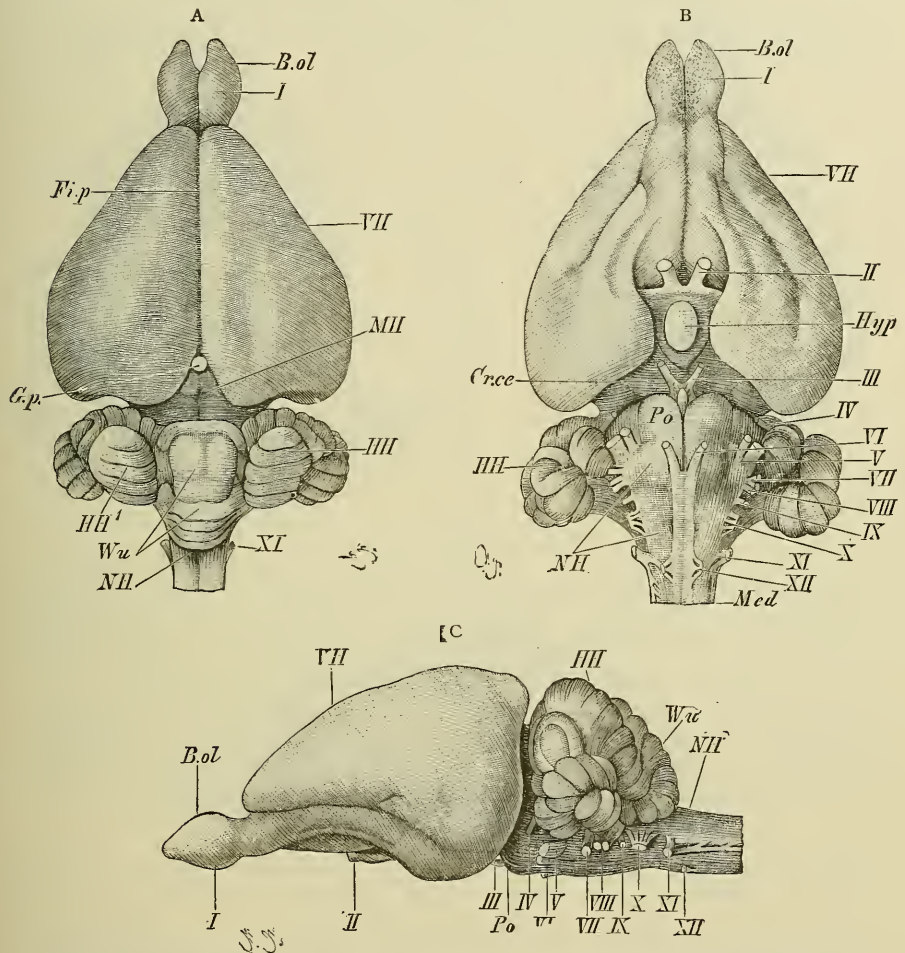


Fig. 154. — Encéphale de *Lapin*. A, face supérieure. B, face inférieure. C, face latérale. *VH*, cerveau antérieur; *MH*, cerveau moyen; *HH*, *HH*^{1}, parties latérales (hémisphères) du cerveau postérieur; *Wu*, partie médiane du cerveau postérieur (vermis); *NH*, arrière-cerveau; *med*, moelle épinière; *G. p*, glande pinéale; *Hyp*, hypophyse; *Po*, région de la protubérance annulaire; *Cr. ce*, pédoncules cérébraux; *Fi. p*, fente du manteau; *B. ol*, bulbe olfactif; *I* à *XII*, première à douzième paire de nerfs crâniens.

ques-uns, les *Rongeurs* par exemple, il est très restreint. En outre il s'est développé dans l'écorce même un réseau très riche de fibres qui réunissent toutes les parties entre elles. D'autres faisceaux épais font communiquer les différentes régions du *manteau*. Le système de commissures a pris aussi une grande extension, et en particulier la *commis-*

sure du manteau, le *corps calleux*, est devenu un organe volumineux. Cela n'a d'ailleurs pas eu lieu tout d'un coup ; le développement du corps calleux s'est au contraire effectué graduellement depuis les Mammifères inférieurs jusqu'aux *Primates;* c'est ce que montrent les *Monotrèmes*, les

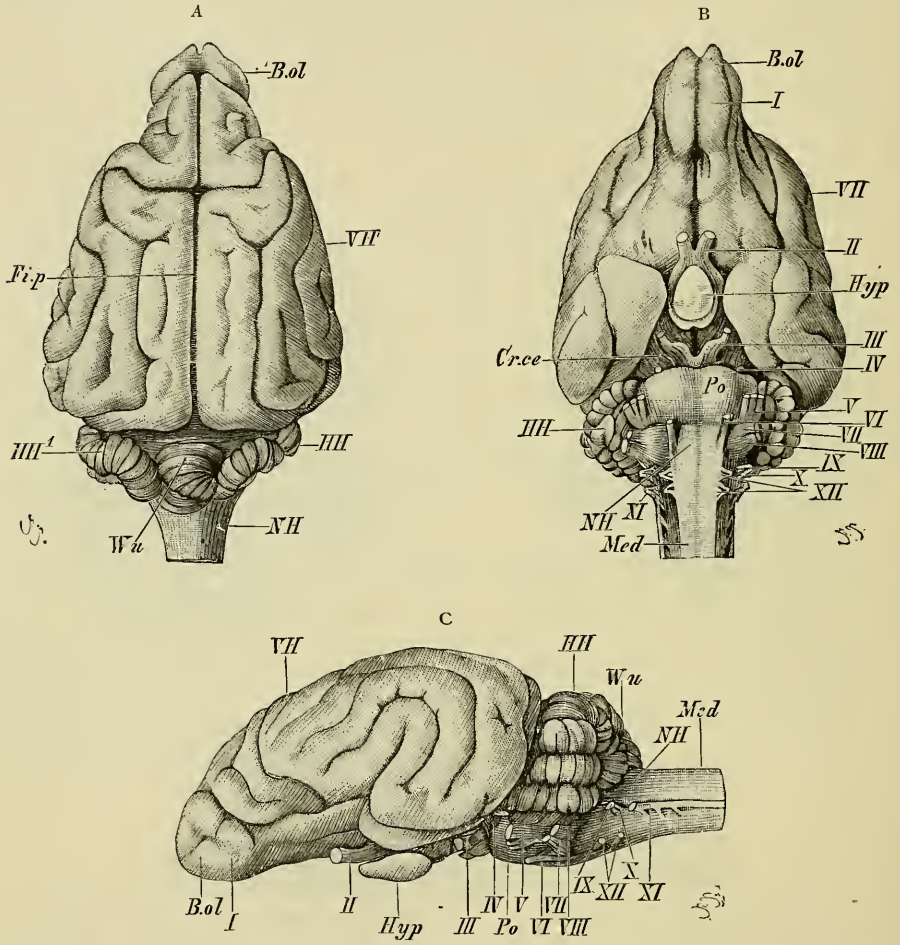


Fig. 155. — Encéphale d'un *Chien d'arrêt*. A, face supérieure. B, face inférieure. C, face latérale. *VH*, cerveau antérieur ; *HH*, *HH*¹, parties latérales (hémisphères) du cerveau postérieur ; *Wu*, partie moyenne (vermis) du cerveau postérieur ; *NH*, arrière-cerveau ; *Med*, moelle épinière ; *Fi. p*, fente palléale ; *Cr. ce*, pédoncules cérébraux ; *Hyp*, hypophyse ; *Po*, région du pont de Varole ; *B. ol*, bulbe olfactif ; *I* à *XII*, première à douzième paire de nerfs craniens.

Marsupiaux et les *Edentés;* ils n'ont qu'un rudiment de corps calleux et présentent en outre une série d'autres caractères inférieurs, qui dénotent que leur encéphale est resté à un degré très peu avancé de développement. Il en est de même aussi du cerveau des *Rongeurs*, des *Insectivores* et de certains *Chiroptères*.

La *voûte à trois piliers* et le *corps calleux* sont beaucoup plus déve-

loppés que chez les autres Vertébrés. Dans la *commissure antérieure* les fibres, qui établissent la communication entre les lobes temporaux, sont beaucoup plus nombreuses; quant au faisceau qui se rend aux nerfs olfactifs et qui, chez les *Reptiles* et les *Amphibiens* est le plus volumineux, il existe encore, mais, chez les *Primates* par exemple, il est très réduit comparé aux autres faisceaux de fibres de la commissure.

Le *ganglion basilaire* est entouré et traversé par les fibres qui viennent du manteau (segment antérieur de la *capsule interne* des *Primates*).

Fig. 156.

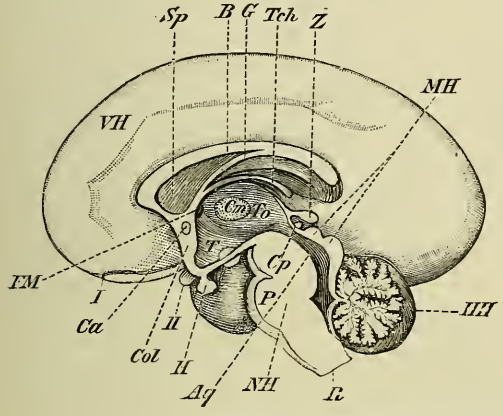


Fig. 156. — Encéphale de l'*Homme*, coupe médiane.

VH, cerveau antérieur; *To*, couche optique (cerveau intermédiaire) avec la commissure moyenne (commissure grise) *Cm*; *Z*, glande pinéale; *T*, infundibulum; *H*, hypophyse; *MH*, cerveau moyen avec l'aqueduc de Sylvius *Aq*, et en avant de celui-ci la commissure postérieure *Cp*; *HH*, cerveau postérieur; *NH*, arrière-cerveau avec la protubérance *P*; *R*, moelle épinière; *B*, corps calleux; *G*, trigone cérébral; *Col*, piliers du trigone; *Ca*, commissure antérieure; *FM*, trou de Monro entre la commissure antérieure et la couche optique; *Tch*, toile choroïdienne; *I*, nerf olfactif; *II*, nerf optique.

Fig. 157.

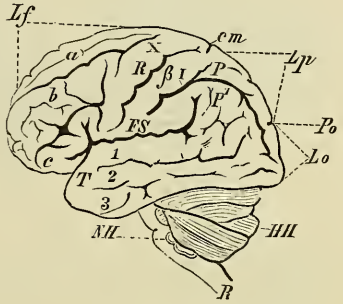


Fig. 157. — Circonvolutions du cerveau de l'*Homme* (d'après A. Ecker).

Lf, lobe frontal; *Lp*, lobe pariétal; *Lo*, lobe occipital; *T*, lobe temporal; *a*, *b*, *c*, première, deuxième et troisième circonvolution frontales; *X*, circonvolution centrale antérieure (circonvolution frontale ascendante) et β, circonvolution centrale postérieure (circonvolution pariétale ascendante), séparées par le sillon de Rolando *R*; *cm*, sillon calloso-marginal qui se termine sur la face externe; *P*, P^1, circonvolutions pariétales interne et externe (pariétales supérieure et inférieure), séparées par la scissure interpariétale *I*; *Po*, scissure pariéto-occipitale (perpendiculaire externe); *FS*, scissure de Sylvius; *1*, *2*, *3*, circonvolutions temporales supérieure, moyenne et inférieure; *HH*, cerveau postérieur; *NH*, arrière-cerveau; *R*, moelle épinière.

Ce ganglion chez les Mammifères, contrairement à ce que nous ont montré ses homologues chez tous les autres Vertébrés, s'enfonce de plus en plus et ne constitue plus qu'une petite partie de l'encéphale.

Depuis longtemps on décrit dans le cerveau des Mammifères et spécialement dans celui de l'Homme, non seulement des *circonvolutions* et des *sillons* (1), mais aussi des *lobes* (lobes frontal, pariétal, occipital, temporal et central, figure 175), bien que cette expression ne réponde que peu, ou même pas du tout, à la réalité. On peut avec beaucoup plus de raison l'appliquer au *lobe olfactif* (fig. 154, 155). Ce dernier, tantôt est situé directement dans ce prolongement du lobe frontal, tantôt s'atrophie et se trouve alors recouvert par lui (beaucoup de Mammifères vivant dans l'eau et les Primates).

(1) Pour les différents types de circonvolutions que présentent les différents groupes de Mammifères, je renverrai aux figures 155 et 157. On en trouvera la description détaillée dans mon *Traité d'Anatomie comparée*.

On peut par suite diviser les Mammifères en *Mammifères osmatiques* et *Mammifères anosmatiques,* suivant que les lobes olfactifs sont bien développés ou sont atrophiés.

En même temps que le cerveau prend un accroissement considérable, les *ventricules latéraux* se différencient et se divisent en plusieurs parties, auxquelles on donne les noms de *corne antérieure*, *corne postérieure* et *corne inférieure* (1).

Le *cerveau moyen* (*tubercules bijumeaux*), qui est divisé par un sillon transversal en quatre tubercules (2), comparé à ce que nous avons vu chez les Vertébrés inférieurs, ne constitue plus qu'une très petite partie de l'encéphale ; mais par contre le *cerveau postérieur* (*cervelet*) est très développé. Sa division en trois parties, une médiane et deux latérales, que nous avons observée à partir des *Reptiles*, est ici encore plus prononcée. La partie médiane devient le *vermis*, les parties latérales deviennent dans les formes supérieures les *hémisphères du cervelet*. En même temps que se développent ces derniers, apparaît une commissure volumineuse qui les réunit, le *pont de Varole* ou *protubérance annulaire*, et qui embrasse comme une cravate la face ventrale de l'arrière-cerveau ou moelle allongée. Elle est d'autant plus développée que l'animal occupe une position plus élevée dans le système zoologique.

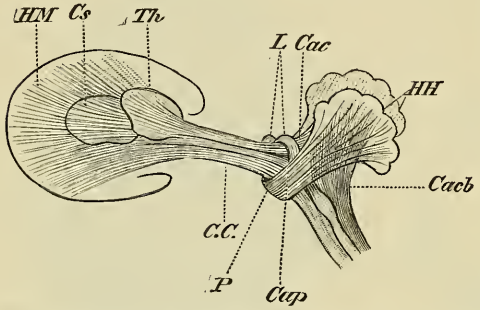


Fig. 158. — Principaux faisceaux de fibres de l'encéphale de l'*Homme* et des *Mammifères* (schéma, d'après un dessin de A. Ecker).

Cacb, pédoncules cérébelleux inférieurs; *Cap*, pédoncules cérébelleux moyens ; *Cac*, pédoncules cérébelleux supérieurs ; *C.C*, pédoncules cérébraux ; *HM*, hémisphères ; *Cs*, corps strié ; *Th*, couche optique ; *L*, ruban de Reil ; *P*, protubérance annulaire ; *HH*, cerveau postérieur (cervelet).

D'autres systèmes de fibres portent les noms de *pédoncules cérébelleux inférieurs*, *pédoncules cérébelleux supérieurs*, et *pédoncules cérébraux* (fig. 158).

Pour terminer mentionnons quelques genres de Mammifères éteints provenant du terrain éocène de l'Amérique du nord, dont les recherches de Marsh nous ont fait connaître la forme extérieure de l'encéphale. Ces notions jointes à celles que nous a fourni l'encéphale des Odontornithes

(1) Sur le système des ventricules en général, voyez l'introduction au système nerveux central.

(2) La *glande pinéale*, qui est située sur les tubercules quadrijumeaux antérieurs, présente des rapports bien différents des rapports primitifs. Premièrement, dans la période post-embryonnaire elle est refoulée en bas et rejetée en arrière par les hémisphères cérébraux, de sorte qu'elle est entièrement séparée de la voûte cranienne et des méninges ; en second lieu elle est transformée en un sac ovale formé d'un *tissu épithélial* compact et aplati et rempli de concrétions calcaires (*acervule*). Elle reste unie en avant par deux gros cordons, les *pédoncules de la glande pinéale*, avec le cerveau intermédiaire, c'est-à-dire avec la face interne des deux corps striés. La paroi antérieure du sac épiphysaire primitif, située entre les deux pédoncules, est transformée en tissu conjonctif.

La substance nerveuse ne persiste pendant toute la vie que dans les pédoncules.

jettent une vive lumière sur la phylogénie de l'encéphale des Vertébrés en général.

L'encéphale de tous ces animaux, principalement celui du *Dinoceras mirabile* (fig. 159), est caractérisé par son extrême petitesse, remarquable surtout dans le *cerveau antérieur*. En outre, l'encéphale du *Dinoceras* présente une ressemblance si frappante avec celui des *Lacertiliens*,

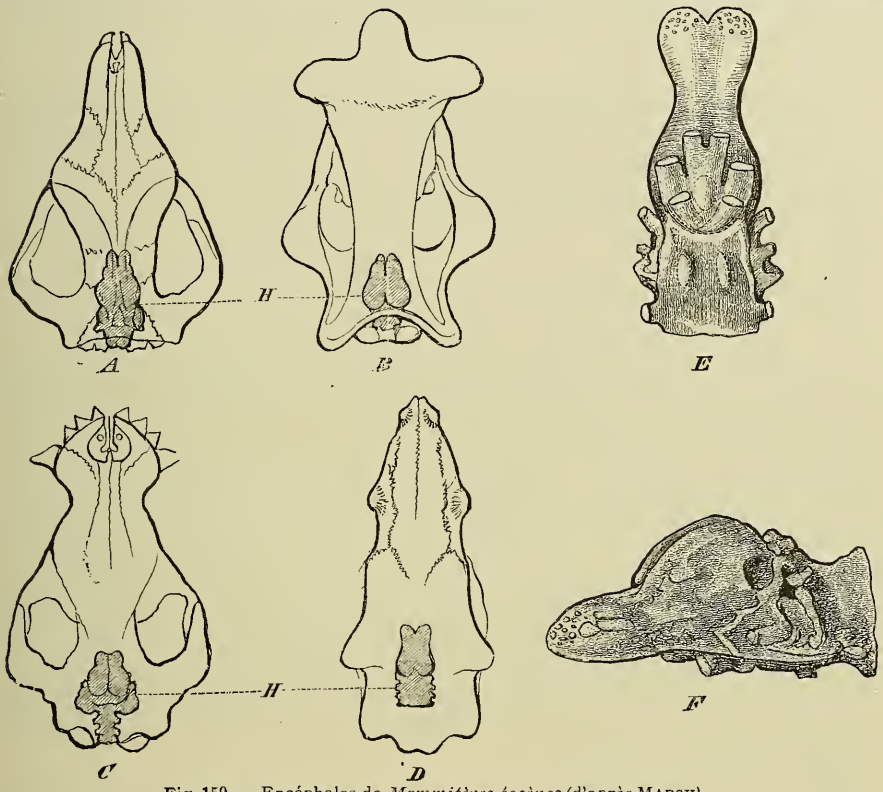


Fig. 159. — Encéphales de *Mammifères éocènes* (d'après MARSH).
A, B, C, D : Crâne et encéphale de *Titlotherium fodiens*, *Brontotherium ingens*, *Coryphodon hamatus*, *Dinoceras mirabile*
E et *F*, faces inférieure et latérale de l'encéphale du *Dinoceras mirabile*.

que si on le séparait du squelette, on le prendrait certainement pour un encéphale de Lézard. Ses dimensions sont tellement petites *qu'il peut traverser la plus grande partie du canal rachidien* (Marsh).

II

Système nerveux périphérique.

Le système nerveux périphérique met en relation la périphérie du corps avec le système nerveux central. Il transmet les innervations dans le sens centripète (NERFS SENSIBLES) et dans le sens centrifuge (NERFS MOTEURS).

On distingue, d'après leur position, deux groupes principaux de nerfs périphériques, les NERFS RACHIDIENS et les NERFS CRANIENS, c'est-à-dire ceux qui émanent de la moelle épinière et ceux qui émanent de l'encéphale. Les premiers présentent une disposition plus simple, plus facile à comprendre. Ils sont régulièrement distribués sur la face dorsale et sur la face ventrale de la moelle épinière, de telle sorte qu'à chaque segment du corps correspond une paire *supérieure* (dorsale) renfermant des fibres *sensibles* et une paire *inférieure* (ventrale) renfermant des fibres *motrices*.

Le développement du système nerveux périphérique est aussi difficile à suivre que celui du système nerveux central est facile. Aussi cette question est-elle encore aujourd'hui en partie controversée, particulièrement en ce qui concerne l'origine des *ganglions spinaux* ou des *nerfs rachidiens dorsaux*.

J. Beard a montré qu'ils ne dérivent pas de la région à laquelle His a donné le nom de *cordon intermédiaire*, mais de la *zone de l'ectoderme qui est située entre ce dernier et le tube médullaire*.

Pour ma part je me range du côté de ceux qui font dériver l'ébauche des ganglions, non pas du tube neural au point où ses bords se sont soudés, mais de la partie du feuillet externe accolée à la lame médullaire. L'ébauche des ganglions spinaux — nous verrons plus tard qu'il en est de même aussi pour les ganglions des nerfs craniens — se trouve déjà préformée avant que le système nerveux central ne se soit définitivement transformé en tube, c'est-à-dire que les ganglions spinaux viennent à partir de la périphérie se fusionner avec ce dernier.

Lorsque ces ganglions sont formés, il existe une courte période pendant la vie fœtale, pendant laquelle ils ne communiquent ni avec la périphérie ni avec le tube neural (c'est là manifestement un phénomène cénogénétique). Cette communication s'établit des deux côtés par suite de la production par les cellules contenues dans les ganglions de cylindres-axes, dirigés les uns dans le sens centrifuge, les autres dans le sens centripète, qui viennent former les racines des nerfs dorsaux ou sensibles de la moelle. *Ces dernières proviennent donc des ganglions spinaux, tandis que les racines motrices naissent dans la zone ventrale de la moelle épinière.* Y a-t-il là, comme His et d'autres anatomistes l'admettent, simple accroissement des cylindres-axes, ou bien l'ébauche des nerfs est-elle formée par des cellules, c'est ce qu'on ne peut encore décider d'une façon certaine. Les travaux de Balfour, Beard et van Wijhe militent en faveur de ce second mode de formation.

Les *nerfs craniens* présentent le même mode d'origine que les nerfs rachidiens, c'est-à-dire que les uns (*moteur oculaire commun*, *moteur oculaire externe*, *pathétique*, *spinal*, *partie ventrale du grand hypoglosse*) émanent directement de la *partie ventrale du tube cérébral primitif*, comme les nerfs rachidiens moteurs, les autres naissent sur le dos *à droite et à gauche de la ligne médiane*. Le mode de développement est le même que celui qui a été décrit pour les nerfs rachidiens dorsaux. La masse de cellules qui leur donne naissance forme un cordon continu (bandelette neurale des auteurs) non seulement dans toute la longueur de la moelle épinière, mais aussi sur l'encéphale presque jusqu'à son extrémité antérieure. Cette masse cellulaire, qui présente primitivement un accroissement uniforme, se différencie pour former des *ganglions*, d'où émanent, au niveau de l'encéphale, le *trijumeau*, l'*acoustico-facial*, le *glosso-pharyngien* et le *vague*.

Primitivement tous ces nerfs sont situés sur le même plan que les racines sensibles des nerfs rachidiens, c'est-à-dire à la limite de la face dorsale et de la face latérale du tube neural; mais bientôt surviennent des changements. Tandis que les racines des nerfs rachidiens dorsaux conservent la même position, les racines correspondantes des nerfs crâniens (par suite évidemment de l'accroissement de l'encéphale) se portent vers le bas et prennent par conséquent une position complètement différente de celle des premières.

Cette différence est certainement très remarquable, mais ce qui est bien plus important, c'est que ces nerfs craniens *sont mixtes*, c'est-à-dire qu'ils renferment des fibres sensibles et des fibres motrices. Ces dernières n'innervent pas, comme c'est le cas pour les *nerfs craniens ventraux*, les muscles qui dérivent des *somites céphaliques* (muscles de l'œil et quelques muscles qui s'insèrent d'une part sur la tête et de l'autre sur la ceinture scapulaire), mais se distribuent dans les muscles qui sont formés par les *lames latérales*. Par suite la loi de Bell ne s'applique qu'avec restriction à la région céphalique des Vertébrés (J. W. van Wijhe).

La description précédente est basée essentiellement sur les observations faites sur des *embryons de Sélaciens*, ce qui nous est un sûr garant que ces rapports ont un caractère primitif. Néanmoins je ne puis passer ici sous silence les recherches de W. His sur le développement des nerfs craniens chez l'Homme, car il y discute quelques points qui montrent que de longtemps le dernier mot ne sera pas dit sur la difficile question de la phylogénie des nerfs craniens. Je laisse de côté la question de savoir jusqu'à quel point les rapports primitifs se sont effacés et s'il n'y a pas apparition de phénomènes secondaires.

His décrit des noyaux d'origine moteurs pour le nerf vague, le glosso-pharyngien et le trijumeau et il range dans la même catégorie le facial tout entier (!). Tous ces noyaux, auxquels il faut joindre encore le noyau du spinal, sont situés dans le prolongement de la zone des cornes latérales de la moelle.

Les noyaux des nerfs des muscles de l'œil et de l'hypoglosse sont situés dans le prolongement des nerfs rachidiens ventraux, qui appartiennent à la zone des cornes antérieures. Mais comme des éléments des cornes latérales et des cornes antérieures prennent part à la formation de ces derniers, le parallèle ne peut être complet entre ces deux catégories. Par conséquent, à partir de la moelle cervicale, c'est-à-dire à partir de l'origine du nerf spinal, il y a une division du noyau moteur de la moelle en deux noyaux parallèles, qui se continuent dans l'encéphale. Dans le noyau supérieur se trouveraient les parties motrices du trijumeau, du glosso-pharyngien, du vague, du facial tout entier, ainsi que la partie cranienne du spinal, dans le noyau inférieur (ventral) les nerfs des muscles de l'œil et l'hypoglosse.

Nous voyons ainsi que tous les nerfs dorsaux (sensibles), qu'ils appartiennent à l'encéphale ou à la moelle épinière, présentent primitivement un GANGLION SPINAL, *tandis que les nerfs ventraux en sont complètement dépourvus.*

En général les racines motrices et les racines sensibles se réunissent au delà du ganglion; mais de nombreuses considérations conduisent à penser que chez les ancêtres des Vertébrés actuels les *racines dorsales et les racines ventrales ont dû rester isolées*, comme c'est encore maintenant le cas chez l'*Amphioxus* et les *Pétromyzontes* (1).

(1) Chez les *Bdellostoma* et *Myxine* il y a réunion des racines dorsales et ventrales.

A partir de ce point de réunion le *tronc commun* du nerf se divise de nouveau en une *branche dorsale*, une *branche ventrale* et une *branche intestinale*. La première se rend dans les muscles de la peau du dos, la seconde innerve les parties latérales et ventrales des parois du corps, la dernière entre en connexion avec le système nerveux sympathique.

1. Nerfs rachidiens

La paire de nerfs supérieure et la paire inférieure sont en général situées sur le même plan transversal; mais chez l'*Amphioxus* (1), les *Cyclostomes*, les *Sélaciens* et les *Dipnoïques*, cette règle subit une modification consistant en ce que, par suite du déplacement asymétrique des somites, il y a alternance des nerfs de droite avec ceux de gauche, ou

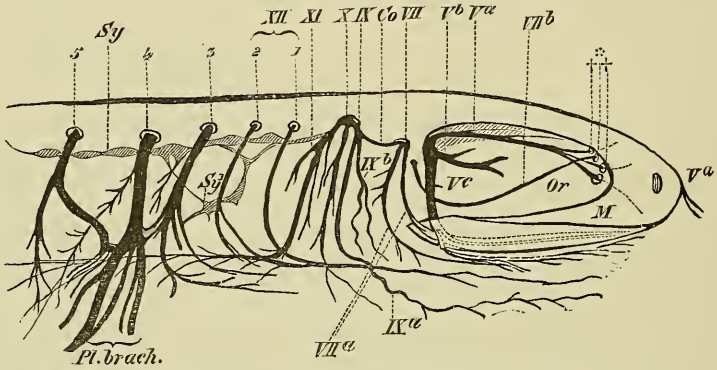


Fig. 160. — Nerfs craniens et plexus axillaire de la *Salamandra atra*.
Va, branche ophtalmique; *Vb*, branche maxillaire (maxillaire supérieure) et *Vc*, branche mandibulaire (maxillaire inférieure) du trijumeau; ††, branche ophtalmique traversant la fosse nasale pour se rendre dans le museau *(Va)*; *VII*, facial; *VIIa*, son rameau hyo-mandibulaire; *VIIb*, son rameau palatin, qui en * pénètre dans la fosse nasale; *Co*, anse anastomotique entre le facial et le glosso-pharyngien *(IX)*; *IXa*, rameau lingual du glosso-pharyngien; *IXb*, son rameau pharyngien; *X*, vague; *XI*, nerf spinal; *XII*, hypoglosse (les deux premiers nerfs rachidiens); *1* à *5*, les cinq premiers nerfs rachidiens; *Pl. brach.*, plexus brachial; *Sy*, cordon du sympathique s'anastomosant en *Sy*¹ avec les nerfs rachidiens; *Or*, orbite; *M*, mâchoire supérieure.

que toujours une paire antérieure alterne avec une paire postérieure. Chez les *Ganoïdes* on observe encore un déplacement latéral des racines nerveuses.

Tandis que chez les *Poissons* le point où les nerfs sortent du canal rachidien est très variable (à travers les *pièces intercalaires*, à travers les *arcs vertébraux* ou entre eux), à partir des *Amphibiens* ils passent en général de chaque côté entre les arcs vertébraux, à travers les *trous transversaires*.

Dans leur état primitif, indifférent, les nerfs rachidiens présentent une disposition strictement métamérique et leur développement est partout

(1) Chez l'*Amphioxus* non seulement les nerfs de droite alternent avec ceux de gauche, mais encore il y a toujours alternance entre les nerfs dorsaux et les nerfs ventraux, de telle sorte qu'un nerf dorsal de droite se trouve sur le même plan qu'un nerf ventral de gauche. Les deux paires de nerfs craniens conservent la situation normale.

égal. Mais celui-ci, comme nous l'avons déjà vu, à propos de la moelle épinière, se trouve modifié par l'apparition des membres, un grand nombre de nerfs se réunissant pour constituer des PLEXUS, auxquels on donne les noms de PLEXUS CERVICAL, BRACHIAL, LOMBAIRE et SACRÉ. Le nombre et la grosseur des nerfs qui concourent à leur formation sont ordinairement proportionnels au développement du membre. Nous ne pouvons entrer ici dans les détails et nous nous bornerons aux notions les plus indispensables.

Chez les *Poissons*, les plexus présentent de telles variations qu'il n'est pas possible de les ramener à un plan commun ; mais à partir des *Amphibiens*, chez tous les autres Vertébrés, les branches du *plexus brachial* offrent un groupement typique. On y trouve : 1° des *nerfs thoraciques supérieurs* (nerf dorsal de l'omoplate, et nerf thoracique postérieur ou latéral de l'anatomie humaine); 2° *nerfs brachiaux supérieurs*, homologues des nerfs sus-scapulaire, accessoire du brachial cutané interne (en partie), axillaire et radial de l'homme; 3° *nerfs brachiaux inférieurs* et *thoraciques inférieurs* (nerfs thoraciques ou pectoraux antérieurs, brachial cutané interne, médian et cubital, ce dernier en partie seulement).

Les *plexus lombaire* et *sacré* présentent en général, surtout chez les Mammifères, des variations plus considérables que le plexus brachial. Les nerfs qui en partent sont décrits sous les noms de *nerfs obturateur*, *crural* et *sciatique*. Ce dernier se divise dans le membre inférieur en deux branches, le *nerf tibial* et le *nerf péronier* (sciatique poplité interne et sciatique poplité externe de l'Anatomie humaine).

Chez les animaux dont les membres ont disparu depuis longtemps, toute trace des plexus correspondants a en général également disparu. Tel est le cas par exemple des *Gymnophiones* et de la partie postérieure du tronc de la *Sirène lacertine*. Les *Serpents* par contre possèdent encore un plexus brachial formé par deux ou trois nerfs, ce qui indique qu'ils possédaient jadis des membres antérieurs. Ce plexus rappelle le plexus brachial des *Scinques* (1). On y trouve aussi des restes isolés de la musculature de l'épaule.

Il en est de même des membres postérieurs des Serpents ; mais ici l'atrophie étant moins considérable, non seulement le plexus nerveux, mais encore des muscles et des restes du squelette ont persisté. L'allongement progressif du tronc doit être considéré comme la cause déterminante de l'atrophie des membres.

Lorsque le plexus est la seule partie des membres antérieurs et postérieurs qui se soit conservée, il innerve les muscles cutanés.

La formation des plexus reconnaît comme causes : 1° le déplacement, facile à constater phylogéniquement et en partie aussi ontogéniquement, de la ceinture basilaire des membres, par lequel les membres entrent en connexion avec un nombre d'autant plus considérable de nerfs rachidiens que celui-ci est plus étendu ; 2° le mode de développement des membres par la réunion de plusieurs protovertèbres (voir le squelette des membres des Sélaciens).

(1) Voir le Mémoire cité plus haut de van Bemmelen.

2. Nerfs craniens

Nous avons montré plus haut les ressemblances que les nerfs rachidiens et les nerfs craniens présentent dans leur genèse et nous avons indiqué les grandes difficultés que l'on rencontre lorsque l'on veut essayer de reconnaître les rapports primitifs.

Nous ne devons pas nous en étonner, si nous considérons que l'encéphale est inséparable de l'histoire primordiale de la tête et que tous les facteurs qui entrent ici en jeu ont dû exercer leur influence transformatrice sur l'un comme sur l'autre.

Cependant de nombreuses recherches entreprises dans ce but, dans ces dix dernières années, ont conduit à des résultats, qui, s'ils laissent encore bien des points inexpliqués, ont fait faire un grand pas à nos connaissances et nous ont ouvert des horizons nouveaux. Nous devons mentionner en première ligne le mémoire de J. W. van Wijhe, sur la tête des embryons de Sélaciens, dans lequel il est démontré que la distribution des nerfs dans les segments primitifs est la même dans la tête qu'au tronc; c'est ce que l'on peut voir dans le tableau suivant qui, à l'exception de quelques points relatifs au nerf vague et à l'hypoglosse, résume les résultats auxquels est arrivé van Wijhe.

TABLEAU

de la distribution des nerfs craniens dans les métamères de la tête.

Métamère I	Branches Ventrales	Branches Dorsales
Muscles droit supérieur, droit inférieur, droit interne et petit oblique.	Nerf moteur oculaire commun (3e paire).	Branche ophtalmique profonde du trijumeau (5e paire).
Métamère II Muscle grand oblique.	Nerf pathétique (4e paire).	Nerf trijumeau, moins la branche ophtalmique profonde.
Métamère III Muscle droit externe.	Nerf moteur oculaire externe (6e paire).	Nerfs auditif (8e paire) et facial (7e paire).
Métamère IV Muscles s'atrophiant de bonne heure.	Manque	
Métamère V Muscles s'atrophiant de bonne heure.	Manque	Nerf glosso-pharyngien (9e paire).
Métamères VI et VII	Deux racines antérieures de l'hypoglosse (12e paire).	Nerf vague (1).

(1) Dans le territoire du nerf vague des myotomes ont certainement disparu; on ne les retrouve même plus pendant la période embryonnaire.

Métamères VIII et IX	Deux racines postérieures de l'hypoglosse.	Racines de l'hypoglosse en voie de métamorphose régressive, qui n'existent en général encore que pendant la période embryonnaire.

Les modifications que j'ai apportées au tableau de van Wijhe résultent de certains faits que j'ai observés dans l'encéphale des Dipnoïques. Je les ai discutés avec van Wijhe, et ce qui suit peut être considéré comme notre manière commune d'envisager les rapports du nerf vague avec l'hypoglosse.

Dans les *embryons* de *Scyllium* il existe quatre myotomes occipitaux. Les trois myotomes postérieurs possèdent chacun une racine nerveuse ventrale; l'antérieur, très rudimentaire, ne présente plus dans le cours de l'ontogénie trace de racine ventrale, mais il a dû cependant jadis en exister une. Dans un certain stade embryonnaire

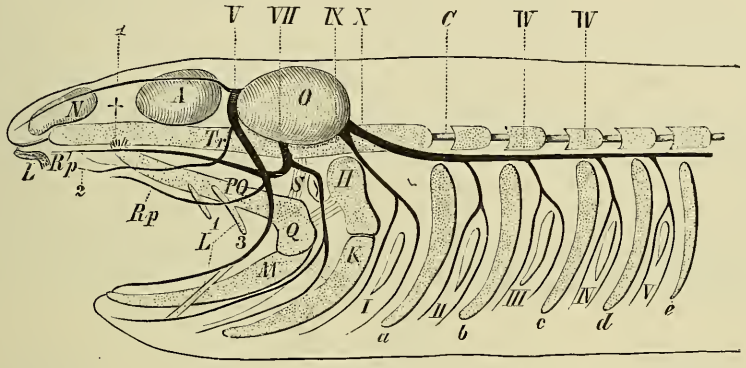


Fig. 161. — Distribution des nerfs craniens segmentaires dans la tête des Sélaciens (dessin demi-schématique).

N, *A*, *O*, les trois capsules sensorielles ; *Tr*, trabécules ; *Q*, carré ; *PQ*, palato-carré, uni en † aux trabécules par du tissu conjonctif ; *M*, mandibule ; *L*, *L*¹, cartilages labiaux ; *H*, hyomandibulaire ; *K*, arc hyoïdien ; *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, arcs branchiaux vrais, entre lesquels on voit les fentes brachiales *(I-V)* ; *S*, évent ; *C*, corde dorsale ; *W*, *W*, coupe des vertèbres ; *V*, nerf trijumeau ; *1*, *2*, *3*, ses trois branches principales ; *Rp*, son rameau palatin ; *VII*, nerf facial ; *Rp*, son rameau palatin ; *IX*, glosso-pharyngien ; *X*, nerf vague.

le nerf vague croise le premier et le deuxième myotomes; dans les myotomes III et IV au contraire apparaissent des racines dorsales particulières, qui disparaissent plus tard (Froriep). En se basant sur ce fait on est autorisé à admettre que le *cordon de l'hypoglosse qui ne se développe plus et celui qui lui fait immédiatement suite en arrière appartiennent au territoire du nerf vague.* Ces hypothèses se trouvent complètement confirmées par les dispositions que l'on observe chez les *Dipnoïques* et en particulier chez le *Protopterus*. Ici les quatre cordons de l'hypoglosse existent encore (fig. 165). Les deux premiers, situés tout à fait au niveau du nerf vague, vont se jeter dans son ganglion, les deux postérieurs traversent le crâne par des trous particuliers. Au delà du crâne tous les quatre se réunissent et reçoivent aussi une anastomose du premier nerf rachidien. Par conséquent *les nerfs craniens du Protopterus, qui est le seul Vertébré dont l'hypoglosse possède encore pendant toute la vie des racines dorsales, présentent des rapports encore plus primitifs que ceux des Sélaciens.*

Quant au nerf de la onzième paire, le *nerf spinal* ou *accessoire de Willis*, il a des relations étroites avec la portion motrice du nerf vague; il ne commence à devenir distinct qu'à partir des Reptiles. Sa ressemblance avec les nerfs rachidiens est bien manifeste.

Avant de passer à la description des différents nerfs craniens en par-

ticulier, nous devons signaler une découverte intéressante faite par van Wijhe, Beard et Froriep.

Il s'agit de la fusion chez les embryons des Vertébrés inférieurs et supérieurs de l'ébauche des ganglions du facial, du glosso-pharyngien et du vague avec l'épithélium de la peau. Celui-ci prolifère et s'épaissit aux points correspondants, c'est-à-dire au bord dorsal des fentes branchiales situées dans la région innervée par ces nerfs. L'organe ainsi formé se différencie et se distingue de plus en plus nettement des tissus environnants et semble être l'ébauche d'un *organe sensoriel cutané* (*organe sensoriel branchial*). En même temps la masse ganglionnaire s'enfonce avec la masse épithéliale, qui s'est unie avec elle, de plus en plus profondément dans le mésoderme.

Je renverrai à mon *Traité d'anatomie comparée* pour les conséquences que Beard tire de l'existence de ces organes sensoriels branchiaux et je me bornerai à donner quelques détails sur le *rameau latéral du nerf vague*. L'ébauche de ce nerf, qui s'étend, chez les Poissons et chez les Amphibiens vivant dans l'eau, depuis la tête jusqu'à l'extrémité de la queue (voy. les organes des sens), est également si intimement unie le long de la ligne latérale avec le feuillet corné épaissi à ce niveau, qu'il est impossible de décider si les noyaux cellulaires aux points de contact appartiennent au nerf ou à l'organe sensoriel cutané. Tous les nerfs des Anamniens, qui ont des rapports avec les organes sensoriels cutanés, présentent la même disposition, qu'ils appartiennent au trijumeau, au facial, au glosso-pharyngien ou au vague. Ces faits sont importants, eu égard à la controverse que soulève encore la question de l'origine des nerfs périphériques, principalement des nerfs sensitifs.

Nerf olfactif.

Le nerf olfactif se compose partout d'un assemblage de fibres pâles qui proviennent du *lobe* ou du *bulbe olfactif*. Dans la région où il se distribue, on ne trouve jamais de somite.

Quant au LOBE OLFACTIF, il est un appendice du cerveau antérieur secondaire, dans lequel se prolonge la cavité du ventricule. Tantôt il reste largement uni à sa base avec la masse des hémisphères, tantôt il s'en éloigne plus ou moins et forme ainsi la BANDELETTE OLFACTIVE, terminée par un renflement en massue, le BULBE OLFACTIF, qui représente également encore une partie de l'encéphale.

Dans ce cas, le nerf olfactif proprement dit émane du bulbe : il se compose d'un nombre plus ou moins considérable de FILAMENTS OLFACTIFS.

La forme et la grosseur du bulbe olfactif, ainsi que la longueur et l'épaisseur de la bandelette olfactive sont très variables. Il en est de même du nombre des fibres du nerf lui-même. Le nombre de ses racines varie aussi considérablement. Tandis que chez les *Téléostéens* et les *Mammifères* les différents cordons nerveux, d'abord séparés les uns des autres, se réunissent généralement bientôt en un tronc commun, chez certains *Amphibiens*, le *Pipa dorsigera* par exemple, leur réunion n'a lieu que près de leur entrée dans la capsule olfactive, et chez les *Gymnophiones* (*Epicrium glutinosum*) la paire dorsale assez mince et la paire dorsale beaucoup plus volumineuse restent complètement séparées et traversent l'ethmoïde par des trous très éloignés les uns des autres (Wiedersheim).

Tous les *Amphibiens*, à l'exception du *Menopoma*, tous les *Reptiles* et les *Oiseaux*,

et enfin les *Monotrèmes,* sont dépourvus de lame criblée; le nerf olfactif pénètre sans se diviser dans la cavité nasale. A partir des *Marsupiaux,* il existe toujours une lame criblée, et les fibres émanées du bulbe olfactif sont souvent disposées en rangées parallèles rapprochées les unes des autres.

Nerf optique.

Le nerf optique est constitué, comme nous l'avons vu, par le pédicule du diverticule du cerveau antérieur primaire, auquel on donne le nom de *vésicule optique primitive.* Il représente donc ainsi une partie de l'encéphale, et sous ce rapport se comporte comme le *lobe olfactif.*

Son développement est inséparable de celui de la *rétine;* il sera étudié dans le paragraphe relatif à l'anatomie de l'organe visuel.

En général, la grosseur du nerf optique est proportionnelle à celle de l'œil. Ses rapports avec l'encéphale ont déjà été indiqués dans la description que nous avons donnée du *cerveau intermédiaire.*

Dans la plupart des cas on peut distinguer dans le nerf optique trois parties plus ou moins nettement différenciées, auxquelles on donne les noms de BANDELETTE OPTIQUE, de CHIASMA DES NERFS OPTIQUES et de NERF OPTIQUE.

Le chiasma, c'est-à-dire l'entrecroisement, quelquefois incomplet, des deux nerfs optiques, se rencontre partout, bien qu'il ne soit pas toujours visible à la base de l'encéphale, et que parfois, par exemple chez les *Myxinoïdes*, les *Dipnoïques*, et en partie aussi chez les *Pétromyzontes*, il soit profondément enfoncé dans la substance cérébrale et conserve ainsi sa position centrale primitive.

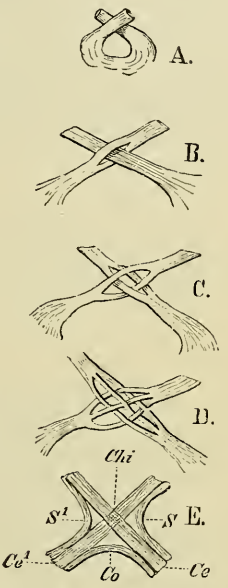


Fig. 162. — Chiasma des nerfs optiques (dessin demi schématique).
A, *la plupart des Poissons*, B, *Hareng*. C, *Lacerta agilis*. D, *Agame*. E, *Mammifère supérieur*. *Chi*, chiasma des faisceaux nerveux internes; *Ce*, *Ce*¹, *S*, *S*¹, fibres latérales; *Co*, commissure.

Chez la plupart des *Téléostéens*, les deux nerfs optiques, au point d'entrecroisement, sont simplement appliqués l'un sur l'autre; mais chez quelques espèces (*Hareng*, *Anchois*) l'un des nerfs traverse l'autre. Cette disposition se complique de plus en plus chez les *Reptiles*, et finalement il y a un enchevêtrement très complexe de leurs fibres constitutives (fig. 162). Ce réseau treillissé atteint son plus haut degré de complexité chez les *Mammifères*, où il n'est plus possible d'en reconnaître la structure qu'à l'aide de séries de coupes.

Nerfs des muscles de l'œil.

Les nerfs des muscles de l'œil, c'est-à-dire le *moteur oculaire commun*, le *pathétique* et le *moteur oculaire externe*, innervent les muscles qui font mouvoir le globe de l'œil, comme nous l'avons indiqué dans le ta-

bleau de la distribution métamérique des nerfs craniens (voir p. 178).

Le NERF MOTEUR OCULAIRE COMMUN, qui innerve les *muscles droit supérieur*, *droit inférieur*, *droit interne et petit oblique*, prend naissance sur le plancher du cerveau moyen. Sur son trajet se trouve le *ganglion ophtalmique*, dont il sera question plus loin à propos du trijumeau.

Le NERF PATHÉTIQUE émane, bien que son noyau d'origine soit situé du côté ventral, de la partie postérieure de la face dorsale du cerveau moyen ; primitivement il renferme non seulement des fibres motrices, mais aussi des fibres sensibles qui, chez les *Poissons* et les *Amphibiens*, se rendent à la conjonctive et à l'endocrâne. Le MOTEUR OCULAIRE EXTERNE, qui naît toujours très en arrière sur le plancher de la moelle allongée, est probablement mixte aussi chez les *Anamniens*. Chez les *Anoures* il se fusionne dans l'intérieur du crâne avec le *ganglion de Gasser*.

Nerf trijumeau.

Ce nerf, qui prend naissance en avant sur les parties latérales de la moelle allongée ou sur la protubérance annulaire, est avec le nerf vague le plus volumineux des nerfs craniens.

Comme son nom l'indique, il se divise en trois branches principales :

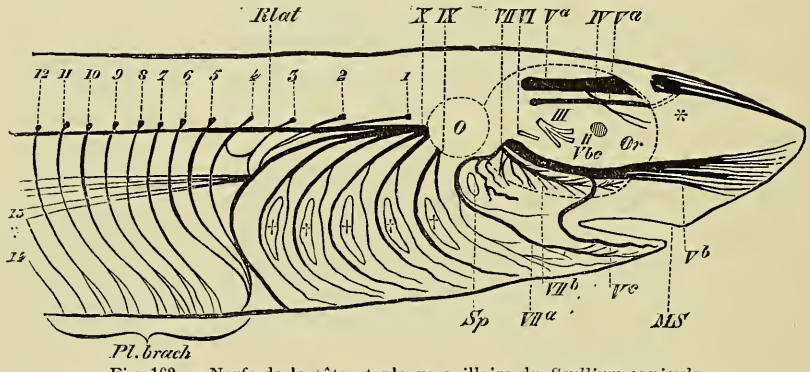


Fig. 163. — Nerfs de la tête et plexus axillaire du *Scyllium canicula*.

II, nerf optique ; *III*, moteur oculaire commun ; *IV*, pathétique ; *V*, rameau superficiel et *Va*, rameau profond de la première branche du trijumeau (tous deux s'anastomosent en * dans la cavité nasale); *Vbe*, branche maxillo-mandibulaire ; *Vb*, branche maxillaire ; *Vc*, branche mandibulaire ; *VI*, moteur oculaire externe ; *VII*, facial ; *VIIa*, son rameau hyo-mandibulaire ; *VIIb*, son rameau palatin ; *IX*, glosso-pharyngien ; *X*, vague ; *R. lat*, son rameau latéral ; †††, fentes branchiales ; *1* à *14*, les quatorze premiers nerfs rachidiens formant le plexus brachial (*Pl. brach.*) ; *O*, capsule auditive ; *Sp*, évent ; *Or*, orbite ; *MS*, fente buccale.

une BRANCHE OPHTALMIQUE, une BRANCHE MAXILLAIRE (maxillaire supérieure) et une BRANCHE MANDIBULAIRE (maxillaire inférieure). La première se développe séparément ; les deux autres ne forment primitivement qu'un seul tronc nerveux, correspondant à la branche mandibulaire ; ce dernier donne plus tard secondairement naissance à la branche maxillaire. Le trijumeau sort du crâne par un seul orifice ou par deux, ou même par trois. Ses racines se réunissent dans un seul gros ganglion (*ganglion de Gasser*) (1) ; dans quelques cas il existe deux ganglions séparés,

(1) Le *ganglion de Gasser* est situé tantôt en dedans, tantôt en dehors de la cavité crânienne.

l'un pour la branche ophtalmique, l'autre pour la branche maxillo-mandibulaire.

Outre les trois branches que nous venons de nommer, il existe encore dans la cavité de l'orbite une seconde branche, bien distincte surtout chez les *Sélaciens*, les *Ganoïdes* et les *Dipnoïques*, et, comme elle est située, de même que la branche ophtalmique proprement dite, sur le plafond de cette cavité, on peut distinguer une *branche ophtalmique superficielle* et une *branche ophtalmique profonde*, ce qui fait en tout quatre branches (1). Les deux branches ophtalmiques sont sensibles ; elles se distribuent dans l'orbite (conjonctive, glande lacrymale, globe oculaire, paupières), dans la région frontale et dans le museau.

Dans le groupe des *Amphibiens*, la branche ophtalmique profonde cesse déjà de former un nerf distinct, et à partir de ces animaux jusqu'aux Mammifères elle reste unie avec la branche ophtalmique superficielle dont elle constitue le *rameau nasal* (*n. naso-ciliaris*).

L'extrémité distale de la branche ophtalmique profonde en se soudant à la peau (voir les organes sensoriels branchiaux) forme un ganglion (*ganglion du mésen-*

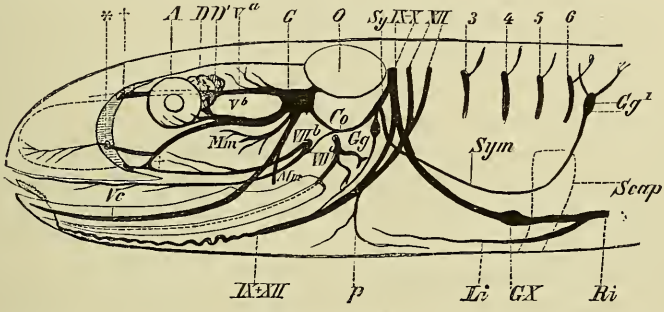


Fig. 164. — Nerfs de la tête de l'*Anguis fragilis*.

G, ganglion de Gasser, d'où partent les trois branches du trijumeau (*V^a*, *Vb*, *Vc*) ; en arrière une commissure du sympathique en forme d'anse (*Sy*, *Co*), qui réunit le trijumeau au groupe du nerf vague (*IX*, *X*) Sur cette commissure se développe un ganglion (*Gg*) ainsi qu'une anse anastomotique (*Sym*) qui se rend au ganglion du sympathique (*Gg^1*). *VII^a* et *VII b*, le facial qui sort du crâne par deux trous distincts ; †, anastomose du rameau palatin du facial avec le rameau maxillaire du trijumeau ; * †, points où la branche ophtalmique du trijumeau pénètre dans la cavité nasale ; *Mm*, *Mm*, rameaux que la branche mandibulaire envoie aux muscles masticateurs ; *GX*, ganglion du nerf vague ; *Li*, laryngé inférieur ; *Ri*, branche intestinale du vague ; *XII*, hypoglosse (les deux premiers nerfs rachidiens) ; *3* à *6*, les nerfs rachidiens suivants ; *O*, capsule auditive ; *Scap*, omoplate ; *A*, œil ; *D*, glande lacrymale ; *D^1*, glande de Harder.

céphale de Beard), qui ne reste distinct que transitoirement, pendant la période fœtale. Plus tard (au moins chez les *Sélaciens*, d'après Beard) il se confond avec le *ganglion de Gasser*. Il représente donc le ganglion de la racine dorsale d'un nerf crânien, tout comme les ganglions du trijumeau, du glosso-pharyngien, etc.

De nouvelles recherches sont nécessaires pour décider si le *ganglion ciliaire* des Vertébrés supérieurs correspond au *ganglion du mésencéphale* des *Sélaciens*.

Quant à la *deuxième branche du trijumeau* (branche maxillaire supérieure), sur le trajet de laquelle se trouve le *ganglion sphéno-palatin*, elle est également sensible, mais présente des anastomoses avec le FACIAL.

Elle passe sur le plancher de l'orbite, innerve la *glande lacrymale* et la *glande de Harder*, se rend de là dans le maxillaire supérieur, en sort

(1) La *branche ophtalmique profonde* correspond probablement à la racine dorsale du moteur oculaire commun (van Wijhe) (voy. page 178). La *branche ophtalmique superficielle* se compose de deux parties, l'une (*portio minor*) appartient au trijumeau, l'autre (*portio major*) appartient au facial (Schwalbe).

sous le nom de *nerf sous-orbitaire* et donne la sensibilité à la peau de la joue, du nez (trompe) et de la lèvre supérieure.

La *troisième branche du trijumeau* (branche maxillaire inférieure) est mixte; elle envoie d'une part des nerfs moteurs aux muscles masticateurs, d'autre part elle fournit un gros nerf sensitif à la langue (*nerf lingual*) et un autre nerf volumineux, qui traverse le canal dentaire et se distribue aux dents ; elle se termine par un ou plusieurs rameaux dans la peau de la mâchoire inférieure et de la lèvre inférieure. Elle est en rapport avec le facial par la *corde du tympan* (*ganglion sous-maxillaire*).

Nerfs facial et auditif.

La septième et la huitième paire de nerfs craniens ont une origine commune; mais elles se séparent bientôt et suivent un trajet entièrement différent en rapport avec la fonction différente qu'elles ont à remplir.

Les relations du *facial* avec le *trijumeau* sont très remarquables surtout chez les Poissons. Chez les *Téléostéens*, par exemple, les racines du facial et du trijumeau, immédiatement après leur sortie de l'encéphale, enchevêtrent leurs fibres d'une manière inextricable, de sorte que pour les distinguer l'on doit avoir recours à l'expérimentation physiologique. Dans les autres classes de Vertébrés ces deux nerfs présentent de nombreuses anastomoses, soit entre leurs racines, soit surtout entre leurs parties périphériques.

Le facial est primitivement un *nerf mixte;* il se divise en trois branches : une BRANCHE HYO-MANDIBULAIRE, une BRANCHE PALATINE et une BRANCHE BUCCALE. Il faut y ajouter encore une portion (*portio major*) de la *branche ophtalmique superficielle* (voy. le trijumeau).

La première, qui s'anastomose avec le *glosso-pharyngien* par l'intermédiaire du *rameau de Jacobson*, se distribue principalement, comme son nom l'indique, dans la région des deux premiers arcs branchiaux primitifs et aussi chez les *Poissons* dans la région de l'*évent*, à laquelle elle envoie un rameau qui se bifurque en-dessus, de sorte que celui-ci se trouve compris entre les deux filets de bifurcation, et dans les muscles de l'opercule et de la membrane branchiostège. Un reste de cette branche innerve chez les Vertébrés supérieurs le *muscle stylo-hyoïdien* et le ventre postérieur du *digastrique*.

Le rameau du facial, désigné chez les Vertébrés supérieurs sous le nom de CORDE DU TYMPAN, appartient à la portion mandibulaire. Chez les *embryons de Sélaciens*, ce rameau représente, comme le *rameau buccal* destiné à la mâchoire supérieure et la portion de la *branche ophtalmique superficielle* (*portio major*) qui se distribue dans l'orbite, un *nerf sensoriel* qui aboutit à un organe du toucher, situé le long de la face externe de la mâchoire supérieure (Stannius, Froriep).

La *branche palatine* se dirige en avant sur le plafond de la cavité buccale; elle se distribue à la muqueuse de cette cavité. Elle peut s'anastomoser dans son trajet avec la branche maxillaire du trijumeau et, sous

le nom de *grand nerf pétreux superficiel*, traverse le *ganglion sphéno-palatin*. De là, chez les Mammifères, elle se dirige en bas et se distribue aux muscles du voile du palais.

Chez les *Mammifères*, le facial ne renferme plus de fibres sensibles; c'est un nerf *purement moteur*, qui chez les formes supérieures se distribue en grande partie dans les *muscles mimiques* (*muscles de la face*), ainsi que dans le *peaucier du cou* qui a des rapports étroits avec ceux-ci.

Le NERF AUDITIF est toujours volumineux; il se divise peu après sa sortie de l'encéphale en un *rameau cochléen* et un *rameau vestibulaire*. Le premier se rend au limaçon, le second dans toutes les autres parties du labyrinthe de l'oreille. Nous renverrons pour plus amples détails au chapitre relatif à l'organe auditif.

Groupe du nerf vague.

Sous ce nom on peut réunir les trois nerfs GLOSSO-PHARYNGIEN, VAGUE et ACCESSOIRE DE WILLIS OU SPINAL, qui ont entre eux les rapports les plus étroits.

Les nerfs craniens, que nous avons jusqu'ici passés en revue, se distribuent uniquement dans la tête. Ici nous avons à faire à un ensemble de nerfs qui s'étendent sur une région beaucoup plus considérable du corps, et dont la comparaison avec les nerfs rachidiens est beaucoup plus facile. Le nerf vague innerve non seulement le pharynx et l'appareil branchial situés encore dans la région céphalique, mais aussi le cœur, le larynx avec l'appareil respiratoire tout entier, ainsi qu'une grande partie de l'appareil digestif des Vertébrés supérieurs. La portion du vague destiné à ces divers systèmes d'organes porte le nom de *branche intestinale;* elle envoie aussi des rameaux à la vessie natatoire.

Dans ce qui va suivre nous ne nous occuperons d'abord que de la neuvième et de la dixième paire de nerfs; nous étudierons à part la onzième paire, qui est de formation plus récente et qui ne commence à apparaître que chez les *Amniotes* (voy. plus haut).

Chez les *Poissons*, le fait que le nerf vague et le glosso-pharyngien, qui est toujours représenté par la partie antérieure du système, naissent par plusieurs racines, montre que ces deux nerfs doivent être considérés comme correspondant à plusieurs nerfs rachidiens. Leur mode de distribution dans la région de l'intestin antérieur et dans le système des arcs viscéraux, qui présente une certaine métamérie, vient encore à l'appui de cette manière de voir (fig. 161 et 163).

Chez les *Pétromyzontes*, le nerf vague proprement dit possède *quatre racines dorsales* qui se rendent dans un ganglion bilobé. De ce ganglion émanent, comme dans les nerfs rachidiens, une racine dorsale et une racine ventrale; en avant il est réuni par une anse anastomotique avec le ganglion du *facial* et plus loin (indirectement) avec le *ganglion de Gasser*.

Nous avons indiqué plus haut les rapports du vague chez les *Sélaciens* et les *Dip-*

noïques et ses relations avec l'hypoglosse (voy. p. 179). Ses racines dorsales peuvent être représentées par plusieurs faisceaux de fibres (jusqu'à sept) (1).

Une branche volumineuse du nerf vague qui a une racine distincte, quelquefois deux ou trois, le RAMEAU LATÉRAL, s'étend chez les *Poissons*, les *Dipnoïques* et les *Amphibiens* qui vivent dans l'eau (ainsi que chez les *larves des Amphibiens*) sur la face latérale du corps jusqu'à l'extrémité de la queue. Il est situé, soit immédiatement au-dessous de la peau, soit, comme chez les *Sélaciens* et les *Dipnoïques*, plus profondément dans les muscles, près de la colonne vertébrale. Il émet souvent une branche qui suit le bord dorsal du corps (voy. le chapitre relatif aux organes sensoriels cutanés).

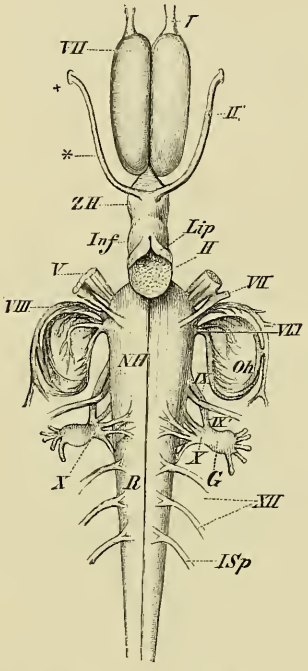


Fig. 165. — Encéphale de *Protopterus*. Face inférieure.
VH, cerveau antérieur ; *ZH*, cerveau intermédiaire avec l'infundibulum (*Inf*) qui forme un encadrement charnu (*Lip*) à l'hypophyse (*H*) ; *NH*, arrière-cerveau ; *R*, moelle épinière ; *Oh*, capsule auditive ; *I*, nerf olfactif ; *II*, nerf optique ; *, sa partie intra-crânienne ; †, point où il traverse la paroi du crâne ; *V*, trijumeau réuni au facial (*VII*) ; *VIII*, les deux nerfs auditifs ; *IX*, une des racines du glosso-pharyngien ; *IX'*, l'autre racine qui s'unit au ganglion (*G*) ; *XII*, hypophyse ; *ISp*, premier nerf rachidien.

Le GLOSSO-PHARYNGIEN, qui renferme des fibres sensibles et des fibres motrices, se distribue chez les *Poissons* et les *Amphibiens à respiration branchiale* principalement dans la région du premier arc branchial ; le nerf *vague*, qui est également mixte, se rend dans tous les autres arcs où il innerve les muscles et la muqueuse. De même que le facial envoie à l'évent un rameau divisé au-dessus de lui en deux branches qui l'entourent en avant et en arrière, de même le glosso-pharyngien et les rameaux du vague se divisent au niveau de chaque fente branchiale en une branche antérieure et une branche postérieure. Ils présentent ainsi une disposition nettement segmentaire (fig. 161 et 163).

Les transformations qui surviennent dans la région où se rend le glosso-pharyngien, c'est-à-dire dans le premier arc branchial, entraînent des modifications correspondantes dans la distribution de ce nerf. Il se termine alors par deux branches, l'une dans la langue (*rameau lingual*, nerf du goût), l'autre dans le pharynx (*rameau pharyngien*). Ces dispositions commencent à apparaître chez les *Dipnoïques* et les *Amphibiens ;* elles sont définitives chez les Mammifères.

Le NERF ACCESSOIRE DE WILLIS commence à se montrer chez les *Reptiles* et présente déjà ici la disposition typique que l'on observe dans toute

(1) Chez les *Sélaciens*, les *Ganoïdes*, les *Dipnoïques*, les *Téléostéens* et les *Ichthyoïdes*, le glosso-pharyngien sort du crâne par un trou spécial ; dans toutes les autres divisions des Vertébrés il n'y a qu'un seul trou pour le groupe tout entier du vague.

la série des Mammifères. Il émane de la moelle épinière. Au niveau de la quatrième et de la cinquième paire cervicale, c'est un long *nerf collecteur* qui reçoit toujours sur son trajet des anastomoses du nerf rachidien. Il se dirige en avant parallèlement à la moelle épinière et à la moelle allongée, pénètre enfin dans le crâne pour en ressortir aussitôt avec le nerf vague. Il innerve certains muscles qui s'insèrent sur la ceinture scapulaire, tels que le *sterno-cléido-mastoïdien* et le *trapèze*. Ses rapports morphologiques sont encore en bien des points très obscurs.

Nerf hypoglosse.

La douzième paire de nerfs, qui correspond toujours à plusieurs nerfs, se distribue à certains muscles situés sur le plancher de la cavité buccale entre l'omoplate et le sternum d'une part et l'arc hyoïdien d'autre part. Elle se rend aussi dans les mucles propres de la langue, principalement chez les Mammifères où ces muscles atteignent leur plus haut degré de développement. Mais là ne se borne pas sa distribution; elle innerve encore, comme on commence déjà à l'observer chez les Vertébrés inférieurs, par des anastomoses qu'elle envoie aux nerfs rachidiens (*ansa hypoglossi*), les muscles qui s'insèrent sur le sternum et le corps de l'hyoïde, c'est-à-dire le *sterno-hyoïdien*, le *sterno-thyroïdien*, le *thyro-hyoïdien* et l'*omo-hyoïdien*.

Chez les *Dipnoïques* on voit de la manière la plus claire comment, par suite de la fusion progressive de la première vertèbre cervicale avec le squelette céphalique, l'hypoglosse, qui est représenté chez certains *Téléostéens* et chez les *Amphibiens*, par le premier nerf cervical, se trouve attiré dans la cavité cranienne. Il possède aussi chez eux, comme on sait, encore deux racines dorsales, dont la postérieure seule est pourvue d'un ganglion (Iversen). Primitivement l'hypoglosse présentait chez tous les Vertébrés ces deux racines, comme le prouve le fait qu'on les retrouve encore jusque chez les *Mammifères* pendant la période embryonnaire.

Sympathique.

Le système du grand sympathique, qui se distribue, comme on l'a vu, principalement sur le canal digestif, dans le système vasculaire et dans les organes glandulaires du corps, dérive du système nerveux cérébro-spinal.

De chaque ganglion spinal part chez l'embryon un nerf qui, après un court trajet, s'enfonce dans un petit amas irrégulier de cellules nerveuses au-dessus des veines cardinales. L'ensemble de ces amas ganglionnaires constitue les *ganglions du sympathique*, qui primitivement présentent, comme les ganglions spinaux, une disposition segmentaire. Ils sont réunis entre eux par des *commissures longitudinales*, qui par leur ensemble constituent de chaque côté de la colonne vertébrale un tronc nerveux auquel on donne le nom de CORDON DU SYMPATHIQUE. *Celui-ci est donc une formation secondaire.* Il en part des nerfs qui se rendent, en formant de nombreux *plexus*, dans les organes que nous avons énumérés plus haut;

d'autre part, par son mode d'origine, il communique avec le système nerveux central (1).

Le sympathique s'étend au delà de la colonne vertébrale dans le crâne; il y présente avec plusieurs nerfs craniens des relations semblables à celles qu'il affecte au niveau de la moelle épinière avec les ganglions spinaux.

Sa disposition segmentaire primitive disparaît fréquemment plus tard, principalement dans les régions où pour une cause quelconque surviennent des modifications plus ou moins profondes dans l'ébauche primitivement métamérique du corps, c'est-à-dire au cou, dans le tronc et dans la région sacrée.

Chez l'*Amphioxus*, il n'existe pas de système nerveux sympathique; chez les *Pétromyzontes* (et l'*Ammocète*) il est rudimentaire, c'est-à-dire qu'ici les ganglions ne sont pas réunis par des commissures longitudinales. Néanmoins on observe des plexus qui se rendent au tube digestif et au système vasculaire (2). La différenciation des ganglions spinaux primaires n'a lieu que chez les Poissons supérieurs; elle débute dans la tête et progresse dans la direction de la queue. C'est là un fait que nous montre la phylogénie aussi bien que l'ontogénie. C'est ainsi que chez les *Téléostéens* la partie *céphalique du sympathique* seule est bien développée, tandis que chez la *Grenouille* les cordons du sympathique s'étendent déjà dans toute la longueur du tronc. Chez les *Dipnoïques* on n'a pu jusqu'ici découvrir aucune trace du sympathique.

Les fréquentes anomalies que l'on observe dans le sympathique s'expliquent facilement par son mode même de développement. C'est ainsi qu'il arrive parfois que le ganglion intervertébral ne se sépare qu'incomplètement, ou même qu'il ne se développe pas du tout; dans ce cas, le cordon du sympathique présente une interruption locale. D'autres fois le rameau de communication entre le ganglion spinal et le ganglion sympathique reste très court ou prend une longueur démesurée.

Quant à la structure intime du système sympathique et surtout à la formation des plexus, nous sommes dans une ignorance presque complète.

Bibliographie.

F. Ahlborn. *Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXXIX. 1883.

J. Beard. *The development of the peripheral nervous-system in Vertebrates.* Part. I. Quart. Journ. of Microsc. Science, 1888.

Id. *The System of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida, etc.* Ibid. 1885.

J. Bellonci. *Ueber den Ursprung des Nervus opticus und den feineren Bau des Tectum opticum der Knochenfische.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXXV. 1880.

Id. *Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXXXVII. 1888.

(1) On ne sait rien de certain sur le développement des *cellules nerveuses sympathiques périphériques* situées dans les viscères; il semble qu'il n'est guère impossible de ne pas admettre qu'elles se forment sur place, c'est-à-dire dans le *mésoderme*.

(2) D'après A. Dohrn, chez les Pétromyzontes il n'existe de *cellules nerveuses sympathiques* que dans la région du tronc, qui s'étend de la base du pénis jusqu'à l'extrémité des derniers canaux du rein, c'est-à-dire jusqu'aux conduits excréteurs des reins. La plupart sont situées immédiatement au-dessous des muscles de la nageoire anale, au-dessus des conduits du rein, et enfin en dehors de la paroi pariétale de la cavité péritonéale également sur des muscles. Elles sont plus rares dans les cloisons qui séparent les deux conduits du rein, ainsi qu'entre ces derniers et la cavité péritonéale, ou encore au-dessus du tube digestif.

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.* Mitth. d. zool. Stat. zu Neapel. T. III. 1881. T. IV. 1882 et T. VI. 1884.
L. Edinger. *Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. I. Das Vorderhirn.* Abhdl. d. Senckenb. naturf. Ges. T. XV. 1888.
P. Flechsig. *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen.* Leipzig, 1879.
G. Fulliquet. *Recherches sur le cerveau du Protopterus annectens.* Dissert. Genève. 1886.
N. Goronowitsch. *Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierkopfes.* Morph. Jahrb. T. XIII.
W. His. *Ueber die Anfänge des peripheren Nervensystems.* Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879.
Id. *Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln.* Abhdl. der math.-phys. Classe der K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. T. XIII, n° VI. Leipzig, 1886.
Id. *Zur Geschichte des Gehirns sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo.* Ibid. T. XIV, n° VII. Leipzig, 1888.
Id. *Ueber die embryonale Entwicklung der Nervenbahnen.* Anatom. Anz. 3e année, 1888.
A. Key und G. Retzius. *Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes.* I. II. 1. Stockholm, 1875, 1876.
J. Krueg (Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXXI et XXXIII) et A. Pansch (Arch. f. Anthropol. T. III, et Morphol. Jahrb. T. V). *Sur les circonvolutions et les sillons du cerveau des Mammifères.*
Leuret et Gratiolet. *Anatomie comparée du système nerveux.* Paris, 1839—1857.
A. Milnes Marshall. Voyez les nombreux mémoires de cet auteur dans Quart. Journ. of Micr. Science. T. XVI, XVIII, XIX et XXI.
P. Mayser. *Vergl.-anatom. Studien über das Gehirn der Knochenfische.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXXVI. 1881.
V. von Mihalcovics. *Entwicklungsgeschichte des Gehirns.* Leipzig, 1877.
V. Miklucho-Maclai. *Beiträge zur vergl. Neurologie der Wirbelthiere. Das Gehirn der Selachier.* Leipzig, 1870.
H. F. Osborn. *The origin of the Corpus callosum, etc.* Part. I et II. Morphol. Jahrb. T. XII. 1888.
H. Rabl-Rückhard. *Die gegenseitigen Verhältnisse des Chorda, Hypophysis etc. bei Haifisch-Embryonen.* Morph. Jahrb. T. VI. 1880. (Voy. les autres mémoires de cet auteur dans Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXX; Arch. f. Anat. und Physiol. 1882 et 1883, et Biolog. Centralblatt, n° 1. 1883).
M. Sagemehl. *Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven.* Dissert. inaug. Dorpat, 1882.
J. Steiner. *Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese.* IIe Partie. *Die Fische.* Braunschweig, 1888.
L. Stieda. Voy. les mémoires de cet auteur sur le système nerveux de toutes les classes de Vertébrés, dans Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XVIII, XIX, XXIII et XXV.
J. Waldschmidt. *Beiträge zur Anatomie des Centralnervensystems und des Geruchsorgans von Polypterus bichir.* Anat. Anz. 2e année, 1887.
R. Wiedersheim. *Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens.* Morph. Studien. Fasc. I. Jena, 1880.
J. W. van Wijhe. *Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus.* Niederl. Arch. f. Zool. T. V, 3.
Id. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes.* Verhdl. d. K. Acad. der Wiss. zu Amsterdam, 1882.

Sur la glande pinéale et sur l'œil pinéal, voyez:
F. Ahlborn. Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XL.
J. Beard. *Morph. Studies Nr. 1. The Parietal Eye of the Cyclostome Fishes.* Quart. Journ. of Microsc. Science. July, 1888.
J. Cattie. Arch. de Biologie. T. III. 1882.
E. Ehlers. Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXX.
H. de Graaf. *Proefschrift.* Leiden, 1886. (En hollandais.)
W. Baldwin Spencer. Quart. Journ. of Microsc. Science. New Series. N° CVI. T. XXVII. Part. II. 1886.
H. Strahl et E. Martin. Arch. f. Anat. und Physiol. 1888.
R. Wiedersheim. Anat. Anz. 1886.

Les recherches auxquelles a donné lieu l'œil pinéal se trouvent exposées et résumées dans les écrits de Ch. Julin, A. Peytoureau, Béraneck, Francotte, M. Baudoin et Mathias Duval.

III

Organes des sens.

Les *appareils terminaux spécifiques* des organes des sens dérivent, comme le système nerveux en général, du feuillet externe du blastoderme ou FEUILLET SENSORIEL. Les nerfs sensoriels se terminent toujours ainsi dans des cellules d'*origine épithéliale*, tandis que les éléments mésodermiques (c'est-à-dire les masses d'enveloppe) ne viennent s'y ajouter que secondairement.

Les différents organes des sens, l'*organe de la vue*, *de l'olfaction*, *du goût*, *de l'audition* ne sont, comme nous le verrons plus tard, que des *différenciations secondaires d'un sens diffus*. C'est ce que montrent non seulement beaucoup d'Invertébrés, ainsi que l'Amphioxus, mais encore beaucoup de faits de l'embryologie des Poissons, des Dipnoïques et des Amphibiens.

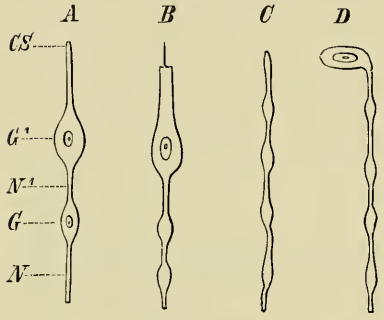


Fig. 166. — *A*, terminaison des nerfs de tous les organes supérieurs des sens. N^1, première et *N*, deuxième partie de la fibre nerveuse terminale ; *G*, cellule nerveuse intercalée entre ces deux parties ; G^1, cellule épithéliale terminale ; *CS*, sa formation cuticulaire. B, cellule terminale en bâtonnet d'un organe du toucher ou cellule du goût des Poissons, des Dipnoïques et des Amphibiens qui vivent dans l'eau. C, terminaison nerveuse libre, et D, terminaison nerveuse ganglionnaire des organes du toucher des Vertébrés terrestres. Toutes ces figures sont schématiques et sont dessinées d'après un dessin de MERKEL.

La différenciation commence à apparaître chez les *Cyclostomes*, et l'on voit qu'à partir de ce groupe dans toute la série des Vertébrés les organes des sens, auxquels sont dévolues les fonctions de la vision, de l'olfaction, du goût et de l'odorat, sont situés dans la *tête*. Ils se trouvent logés dans des enfoncements ou des cavités spéciales du crâne (*capsules sensorielles*). Sous ce rapport ils présentent un contraste très marqué avec le second groupe des organes des sens qui sont chargés de percevoir les sensations du tact, de la température, ainsi que d'autres impressions sensorielles. *Ces derniers sont répandus sur la surface tout entière du corps, c'est-à-dire que leur distribution est diffuse, et en second lieu, ils restent pour la plupart pendant toute la vie aux endroits où ils se sont développés, c'est-à-dire dans la peau.*

Dans les *organes supérieurs des sens*, il existe toujours deux sortes de cellules, qui cependant ont la même origine, les CELLULES SENSORIELLES *en bâtonnet*, qui sont unies aux centres nerveux par des nerfs, et les CELLULES DE SOUTIEN, qui servent à isoler et à protéger les premières.

Le milieu qui entoure les organes terminaux des appareils sensoriels supérieurs doit toujours être *humide*, et, comme cette considération se trouve aussi réalisée, jusqu'à un certain point au moins, en ce qui con-

cerne les *organes des sens de la peau* chez les Poissons, les Dipnoïques et les Amphibiens qui vivent dans l'eau, on doit s'attendre à rencontrer également ici les mêmes appareils nerveux terminaux ou des appareils analogues.

Effectivement on trouve ici aussi des *cellules sensorielles en bâtonnet*, mais les nerfs qui y aboutissent ne traversent pas, comme cela arrive toujours dans les organes supérieurs des sens, une cellule nerveuse. Dans ce cas la différenciation est moins avancée.

Lorsque les animaux cessent de vivre dans l'eau, les couches superficielles de l'épiderme se dessèchent sous l'influence de l'air ambiant et les *appareils nerveux terminaux s'enfoncent dans la profondeur de la peau en même temps qu'ils subissent des changements de forme.*

La *cellule terminale en bâtonnet* disparaît pour toujours de l'épiderme et il n'existe plus que deux sortes de terminaisons nerveuses, les *cellules nerveuses terminales* et les *terminaisons nerveuses libres.*

Organes des sens de la peau.

ORGANES EN BATONNET CHEZ LES POISSONS, LES DIPNOÏQUES ET LES AMPHIBIENS

a. *Éminences nerveuses.*

Poissons et Amphibiens.

On remarque déjà chez l'*Amphioxus* une différenciation dans le revêtement épithélial de la peau, principalement dans la tête. Entre les cellules cylindriques ordinaires apparaissent en certains points des *cellules piriformes* ou aussi des *cellules en bâtonnet*, dont l'extrémité basilaire se continue avec un nerf, et dont l'extrémité libre porte un poil qui plonge dans l'eau. Leur distribution à la surface du corps n'est pas régulière, mais il est à remarquer que dans certains points, par exemple sur les *cirres* qui entourent la bouche, elles sont disposées par groupes, de sorte qu'elles représentent déjà ici des organes nerveux terminaux rudimentaires.

Bien qu'on ne puisse rapprocher directement ces organes des appareils des sens de la peau des autres Poissons, cependant il est à noter que toujours le *développement de ces derniers* — cela s'observe également chez les Amphibiens — *débute par la formation d'une seule cellule sensorielle, qui donne naissance par division aux autres cellules sensorielles.*

Ces organes sont toujours formés de *cellules centrales disposées en cercle et de cellules périphériques qui leur constituent une enveloppe extérieure.* Les premières sont en rapport de continuité avec des fibres nerveuses et portent à leur extrémité libre un poil cuticulaire rigide ; ce sont

les *cellules sensorielles* proprement dites (fig. 167, *CZ*). Les autres (*MZ*, *MZ*[1]) sont des cellules de soutènement (fig. 170, *a*, *b*, *c*).

Lorsque ces organes sont à nu à la surface de la peau — *et c'est toujours le cas pendant la période embryonnaire*, — leur sommet peut être surmonté d'un tube délicat, formé par la sécrétion des cellules de soutènement, dans lequel pénètrent les soies terminales des cellules sensorielles, et qui s'ouvre dans l'eau.

Chez les *Dipnoïques*, les *Amphibiens qui vivent dans l'eau* (c'est-à-dire, outre les *Ichthyoïdes* et les *Dérotrèmes*, les *larves de tous les Amphibiens*), ces organes restent pendant toute la vie à fleur de peau (1); mais chez les *Poissons* (et aussi chez les *Dipnoïques*) ils peuvent être contenus après la période embryonnaire dans des *sillons* ou dans des *canaux*, qui sont formés par l'*épiderme*, ou ce qui est plus fréquent par les écailles et les os de la tête, et qui de distance en distance s'ouvrent à l'extérieur. Ils

Fig. 167.

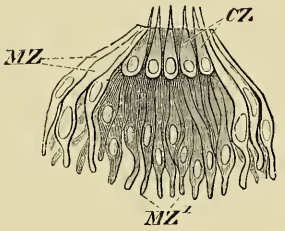


Fig. 167. — Coupe d'une éminence nerveuse saillant à la surface de la peau. Le tube cuticulaire et les cellules épidermiques qui l'entourent ne sont pas représentées. *CZ*, cellules centrales (sensorielles); *MZ*, *MZ*[1], cellules de recouvrement.

Fig. 168.

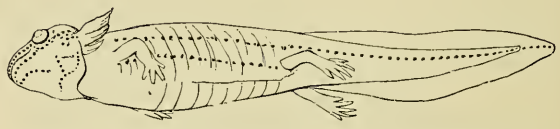


Fig. 168. — Disposition des organes latéraux chez une *larve de Salamandre* (d'après MALBRANC).

se trouvent ainsi à l'abri, et le tube hyalin, que nous avons mentionné plus haut, disparaît.

Ces organes sensoriels, qui sont pendant toute la vie le siège d'un processus continuel de régénération, sont répandus sur toute la surface du corps; cependant on observe en général que certains d'entre eux forment des *rangées* dont la présence offre une constance remarquable. Tel est le cas par exemple pour la tête où ils sont particulièrement abondants et où ils sont disposés comme le représente la figure 169. A partir de la tête ils présentent une disposition métamérique (2) et, toujours réunis par des commissures longitudinales nerveuses, ils forment le long des flancs de l'animal une (par exemple chez le *Protée* et chez

(1) Au moment où les Amphibiens cessent de vivre dans l'eau (métamorphose larvaire), ces organes sensoriels s'enfoncent dans les couches profondes de la peau; l'épiderme prolifère au-dessus d'eux et ils se trouvent séparés du monde extérieur. Ils ne tardent pas à s'atrophier. Suivant d'autres auteurs, ils resteraient en communication avec l'extérieur par l'intermédiaire d'un tube.

(2) Bien que chez les *Lamproies* il existe un *nerf latéral* bien développé (chez l'*Ammocète* anastomosé avec des nerfs rachidiens dorsaux et ventraux), le système de la ligne latérale ne présente encore aucune régularité; les organes sensoriels sont disséminés, sans qu'on y distingue de disposition segmentaire bien nette.

toutes les larves d'*Amphibiens*) ou plusieurs *lignes latérales*, qui s'étendent en arrière jusqu'à la nageoire caudale (fig. 168) (1). Cette circonstance leur a fait donner par certains auteurs le nom d'ORGANES LATÉRAUX; ils sont innervés par le *trijumeau*, le *facial*, le *glosso-pharyngien* et par le *nerf vague* par l'intermédiaire de son *rameau latéral*.

Chez les *Raies* et les *Ganoïdes*, il n'existe pas d'éminences nerveuses à fleur de peau, et chez les *Sélaciens* même elles ne jouent qu'un rôle secondaire; chez tous les autres Poissons, ces organes sensoriels sont plus ou moins profondément enfoncés dans la peau, c'est-à-dire qu'ils sont contenus dans des canaux ou dans des sillons très ramifiés, produits par la prolifération vers le derme des cellules épidermiques.

Il existe aussi des modifications particulières des éminences nerveuses, auxquelles on donne les noms de SACS NERVEUX chez les *Ganoïdes* et d'AMPOULES chez les *Sélaciens*. Ces deux sortes d'organes sont limités à la tête et sont surtout abondants sur le museau. Ils sont formés par une invagination de l'épiderme, au fond de laquelle est situé le *neuro-épithélium*. Chez les *Ganoïdes* ils ont la forme d'un sac simple, mais chez les *Sélaciens* ils sont composés de petits tubes présentant un ou plusieurs renflements à leur base (*ampoules*). Ces derniers ont une forme très variable, allongée, ovale ou racémeuse. Ils sont séparés les uns des autres par des cloisons conjonctives qui se détachent en rayonnant de la paroi, et sont remplis d'une masse muqueuse. Les organes nerveux terminaux sont limités aux ampoules; ils ne se continuent pas dans la partie tubuleuse.

Fig. 169.

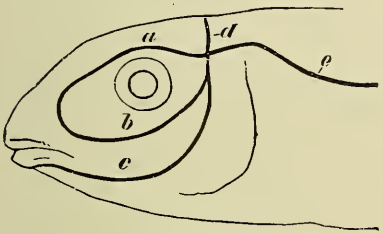


Fig. 169. — Système des canaux latéraux chez les *Poissons* (schéma). *a*, ligne sus-orbitaire; *b*, ligne sous-orbitaire; *c*, ligne mandibulaire; *d*, ligne occipitale; *e*, ligne latérale, qui s'étend sur toute la face latérale du tronc.

Fig. 170.

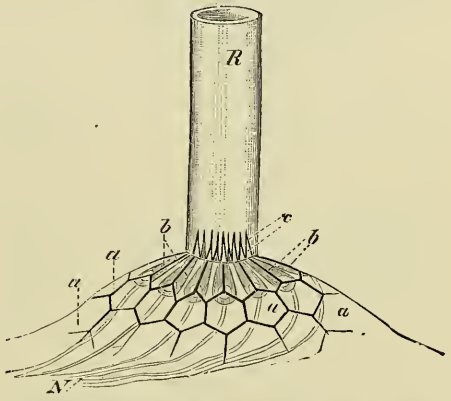


Fig. 170. — Éminence nerveuse d'un *Urodèle* (à demi schématique). *a*, *a*, cellules épidermiques à travers lesquelles se voient par transparence les cellules neuro-épithéliales (*b*, *b*); *c*, leurs soies terminales. Les cellules périphériques de recouvrement n'ont pas été représentées. *R*, tube hyalin; *N*, nerf afférent.

Une modification curieuse des éminences nerveuses a été récemment découverte

(1) Chez les *Dipnoïques*, ces appareils sensoriels existent non seulement dans la ligne latérale proprement dite, mais aussi dans la peau du tronc, sur le dos et sur le ventre, où ils sont d'ailleurs disséminés sans aucun ordre (W. W. Parker).

dans les embryons prêts à éclore d'un Gymnophione (*Epicrium glutinosum*). Ce sont des organes en forme de fiole, disséminés dans la peau de la tête, dont le col s'ouvre à l'extérieur (fig. 171). La base renflée de la fiole présente dans son intérieur, comme les véritables éminences nerveuses, un épithélium sensoriel, qui est entouré de grandes cellules de soutènement. Les longues soies terminales des cellules sensorielles soutiennent un corps en forme de massue, de telle sorte que celui-ci soit en contact avec la paroi. Ce corps ressemble à un otolithe; il est produit par la sécrétion des cellules recouvrantes. L'appareil tout entier rappelle tout à fait un *organe auditif*, et P. et F. Sarasin, qui l'ont découvert, lui donnent le nom d'*oreille cutanée* ou d'*oreille accessoire*.

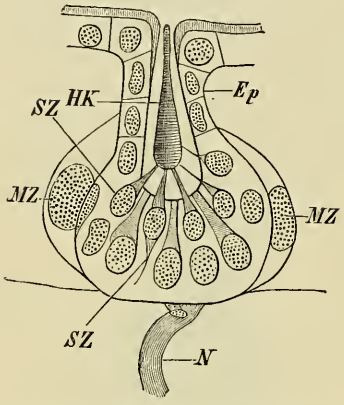


Fig. 171. — Oreille accessoire de la peau de l'*Epicrium glutinosum*, d'après P. et F. Sarasin. *N*, nerf; *SZ*, cellules sensorielles; *MZ*, cellules de recouvrement; *Ep*, cellules de l'épiderme; *HK*, massue auditive.

On ne peut rien dire de bien positif sur la *fonction* des *éminences nerveuses*. Ce sont dans tous les cas des *organes sensoriels très anciens*, car on en trouve déjà les traces chez les *Sélaciens jurassiques* et même chez les *Ptéraspides* et les *Céphalaspides dévoniens;* nous y rangerons également ce que l'on appelle les *lunettes* de l'*Archegosaurus*. Il est certain que ces organes jouaient et jouent encore aujourd'hui un grand rôle dans la perception des ébranlements (mouvements ondulatoires) qui se produisent dans l'eau ambiante, ce dont on peut facilement se convaincre en jetant un objet quelconque dans l'eau sans être vu d'un Poisson. L'animal réagit toujours par un mouvement rapide et se dirige vers le point de départ de l'ébranlement. Il contrôle de la sorte tous les phénomènes qui se passent dans son voisinage, et il est très probable que dans beaucoup de cas il y a perception d'ondes sonores. On n'est donc pas éloigné de considérer ces organes comme des *organes primitifs de l'ouïe*.

b. *Bourgeons terminaux.*

Les *éminences nerveuses* passent dans leur développement par un stade qui ressemble entièrement aux *bourgeons nerveux*, de sorte qu'on peut considérer ces derniers comme des organes phylétiquement plus anciens, qui ont subi une légère différenciation.

Tandis que les éminences nerveuses ont la tendance à s'enfoncer dans l'intérieur de la peau, les *bourgeons terminaux* au contraire *font le plus souvent saillie à la surface de l'épiderme*. Leur forme est moins variée que celle des éminences; leur structure présente une grande ressemblance avec celle de ces dernières; on y distingue aussi une *zone centrale de cellules neuro-épithéliales* et une *couche périphérique de cellules de recouvrement;* mais tandis que les cellules centrales piriformes ou en massue des éminences sont courtes, dans les bourgeons elles ont exac-

tement la même longueur que les cellules de recouvrement, c'est-à-dire qu'elles s'étendent d'une extrémité à l'autre de l'organe.

Poissons. Encore rudimentaires chez les *Pétromyzontes* et la plupart des *Sélaciens*, les bourgeons terminaux jouent le rôle principal chez les *Ganoïdes* et les *Téléostéens* où ils atteignent leur développement complet; ils sont disséminés sans aucune régularité à la surface tout entière du corps. Ils sont surtout abondants sur les nageoires, les lèvres, les replis labiaux, les barbillons et dans la bouche jusqu'à l'origine de l'œsophage.

C'est là un fait très remarquable, car *à partir des* Dipnoïques (1) et des Amphibiens *ils sont limités, dans toutes les classes supérieures, à la cavité buccale, et ne se rencontrent plus en dehors d'elle.* Ils sont situés chez les Dipnoïques, chez les Amphibiens et leurs larves sur les *papilles* de la muqueuse, sur les bords de la mâchoire supérieure et de la mâchoire inférieure, sur le palais, dans le voisinage du vomer et à l'extrémité des *papilles fongiformes* de la langue.

Chez les Reptiles leur distribution est déjà plus limitée, et cette disposition nous mène à celle qu'ils présentent chez les Mammifères (2), où ils sont surtout abondants sur la *langue.* On les rencontre d'ailleurs aussi sur le voile du palais et dans le pharynx et jusque dans l'orifice du larynx.

Dans la langue ils sont situés sur les *papilles caliciformes*, les *papilles fongiformes* ainsi que sur les *papilles foliées* placées sur les côtés de cet organe; ils sont légèrement enfoncés dans l'épithélium et fonctionnent comme organes du goût. Pour plus amples détails sur leur structure je renverrai à l'excellent travail de F. Hermann.

c. *Cellules tactiles et corpuscules du tact.*

(Cellules ganglionnaires terminales).

Ici il n'y a plus de communication directe avec la surface de l'épiderme et il n'existe plus de cellules de soutien.

On rencontre pour la première fois des *cellules tactiles* réunies en groupe (taches) chez les Amphibiens anoures (3), où elles sont disséminées sur la peau du corps tout entier, en partie sur de petits tubercules (fig. 172, *a*, *a*). Chez les Reptiles elles se trouvent principalement dans la tête, sur les lèvres, sur les joues et sur le museau; cependant elles sont également répandues sur tout le corps chez les *Orvets*. Chez les

(1) Chez les Dipnoïques ils existent peut-être aussi dans la peau.

(2) Les bourgeons terminaux n'ont pas jusqu'ici été découverts chez la *Couleuvre à collier* ni chez les *Oiseaux*.

(3) On ne peut encore admettre, comme l'a soutenu récemment J. Brock, que les *Poissons*, par exemple un Lophobranche, le *Gasterosteus*, possèdent déjà des corpuscules du tact et des organes en massue ayant la même structure que ceux des Vertébrés supérieurs, car on n'a pas encore vu de nerf y pénétrer.

Serpents et aussi chez les *Oiseaux* (1) les cellules tactiles sont limitées à la cavité buccale (langue) et au bec (cire); chez les uns et chez les autres elles sont déjà plus étroitement groupées ensemble et constituent des CORPUSCULES DU TACT. Ceux-ci sont entourés d'une enveloppe conjonctive nucléée, d'où partent des cloisons qui séparent en partie les cellules tactiles. Les *corpuscules de Grandry*, également situés sur le bec des Oiseaux, sont une modification des corpuscules du tact.

Chez les MAMMIFÈRES, tantôt les *cellules tactiles* sont isolées, par exemple dans les parties dépourvues de poils, tantôt elles sont réunies de façon à constituer des *corpuscules* ovales, entourés d'une enveloppe multiple nucléée, dans lesquels pénètrent un nerf qui, après s'être disposé en glomérule, se termine dans une ou plusieurs cellules nerveuses terminales (fig. 174).

Les corpuscules du tact des Mammifères présentent la structure la plus simple dans le *gland du pénis* et dans le *gland du clitoris*. Il est douteux que ces corpuscules

Fig. 172. Fig. 173. Fig. 174.

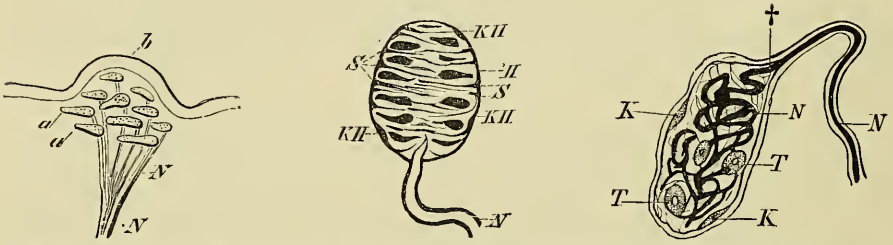


Fig. 172. — Tache tactile de la peau de la *Grenouille*, dessinée d'après une figure de MERKEL. *N*, nerf afférent, qui en N^1 et † perd son enveloppe de myéline ; *a*, *a*, cellules neuro-épithéliales ; *b*, épiderme.

Fig. 173. — Corpuscule tactile de la langue des *Oiseaux*. *N*, nerf afférent ; *H*, enveloppe externe avec des noyaux (*KH*) ; *S*, *S*, cloisons.

Fig. 174. — Corpuscule tactile (massue terminale) de la conjonctive d'un *Mammifère*. *N*, nerf afférent ; en † son névrilème se continue avec l'enveloppe du corpuscule ; *K*, *K*, noyaux de l'enveloppe ; N^1, le nerf qui se pelotonne et se termine (cylindre-axe) dans les cellules tactiles *T*, *T*.

existent dans les parties du corps recouvertes de poils ; il est certain que les poils et principalement les *poils tactiles*, grâce aux nombreux nerfs qui y aboutissent, constituent des *organes du tact* très sensibles.

La *face palmaire* de la main, la *face plantaire* du pied, la cornée et le nez (trompe) sont les endroits du corps où les corpuscules du tact sont les plus nombreux et les plus développés.

Ces corpuscules présentent un développement tout à fait extraordinaire, d'après les recherches de Th. Eimer, dans le *museau de la Taupe*, qui possède plus de 5,000 papilles et environs 150,000 filaments nerveux terminaux. Aussi cet organe est-il doué d'une sensibilité tactile exquise et sert-il seul à guider l'animal dans sa course sous terre. Le fait que certains organes des sens peuvent en remplacer d'autres par suite d'adaptation aux conditions extérieures offre un grand intérêt et se trouve aussi confirmé par de

(1) La langue du *Picus major* est particulièrement riche en corpuscules de Pacini, de sorte que cet organe est doué d'une sensibilité tactile très développée. Il n'est pas d'Oiseau dont la langue présente des nerfs ou au moins des organes sensoriels plus nombreux, car il n'existe presque pas de substance intersticielle entre les appareils nerveux terminaux (Prince Louis Ferdinand de Bavière).

nombreux exemples dans la série des *Invertébrés*, chez les représentants de la *faune des cavernes* et de la *faune des grandes profondeurs*. Je reviendrai sur cette question quand je décrirai l'organe olfactif des *Gymnophiones* qui sont également aveugles.

d. *Corpuscules en massue.*

(Corpuscules de Vater ou de Pacini).

Chez les *Poissons* et les *Amphibiens* il n'existe pas de corpuscules en massue, mais on les trouve chez les *Lacertiliens*, les *Scinques* et les *Ophidiens*. Chez ces animaux, où ils sont situés principalement sur les lèvres et autour des dents, et aussi d'ailleurs sur le reste du corps (*Lacerta*), ils sont allongés, de forme cylindrique, et leur structure est encore simple. Dans l'intérieur des corpuscules en massue des *Mammifères* on trouve le prolongement filiforme renflé à son extrémité d'un *cylindre-axe* (fig. 175, *A*). Ce prolongement semble encore entouré d'une couche de protoplasma finement granuleux, représenté par une teinte grise sur la figure; en dehors se trouve une double rangée de cellules, en forme de croissant, disposées de telle sorte qu'elles arrivent en contact par leurs extrémités avec celles des cellules du côté opposé, et qu'elles enveloppent ainsi la couche de protoplasma.

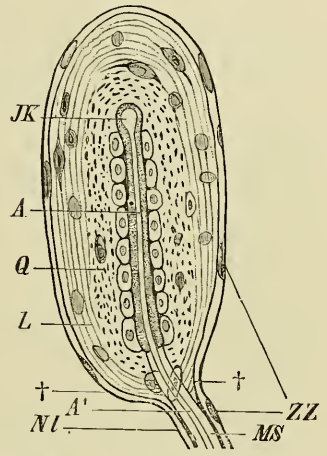


Fig. 175. — Corpuscule de Pacini du bec du *Canard*, en partie d'après CARRIÈRE. *A*, *A'*, cylindre-axe ; *MS*, enveloppe médullaire du nerf ; *Nl*, gaine externe du nerf avec des cellules *ZZ*, qui se continue en †† avec le système externe de lamelles longitudinales (*L*) de la massue externe; *Q*, couche transversale ou circulaire de la massue externe ; *IK*, massue interne entourée d'une couche de protoplasma, représentée par une teinte grise.

En dehors de ces cellules, à l'ensemble desquelles on donne le nom de *massue interne*, il existe une enveloppe formée de nombreuses lamelles nucléées, emboîtées les unes dans les autres (*massue externe*). Elle se divise en deux couches, l'une externe composée de lamelles disposées longitudinalement, l'autre interne composée de lamelles disposées circulairement, sans qu'il y ait cependant une distinction bien nette entre elles.

Les *corpuscules en massue* se rencontrent non seulement dans toute l'étendue de la peau, mais ils sont aussi disséminés en grand nombre dans les organes les plus divers contenus dans les grandes cavités du corps. C'est ainsi qu'on les a trouvés dans le *mésentère*, le *mésocolon*, le *pancréas* et la *veine porte hépatique* du Chat, dans les *glandes mésentériques*, la *glande sous-maxillaire*, dans la *peau de la queue* des *Chats* et dans le *ligament interosseux* de la jambe de différents animaux.

Il n'est pas de région de la peau chez les Oiseaux qui soit entièrement dépourvue de ces organes; ils sont surtout bien développés dans le *bec*, sur les *pennes*, sur la *poitrine*, ainsi que sur les *plumes de la queue* et les *rémiges;* on les trouve encore dans la *langue*, dans les *articulations* et entre les *muscles* chez les Oiseaux, dans la

conjonctive des Mammifères et des Oiseaux, dans les *fascias* et les *tendons*, dans le *canal déférent*, les *corps caverneux du pénis* et *de l'urètre*, dans le *périoste*, le *péricarde* et les *plèvres* (Rauber), dans le *gland du pénis* et *du clitoris*, dans la *membrane aliforme des Chauves-souris*, etc.

La grosseur de ces corpuscules est extrêmement variable chez le même individu. A l'opposé des cellules tactiles, des taches tactiles et des corpuscules du tact, *ils sont toujours situés dans les couches profondes* du derme, dans le pannicule adipeux, dans le tissu conjonctif intersticiel dans l'intérieur du corps. Ils sont entourés d'un nombre de capsules d'autant plus considérable qu'ils sont situés plus profondément.

Les cellules tactiles, les corpuscules du tact, les corpuscules en massue sont tous des organes qui sont le siège des *sensations de contact et de pression*, c'est-à-dire qu'ils sont les *organes du toucher*.

Il est impossible actuellement de déterminer quelles sont les terminaisons nerveuses qui président aux *sensations de température;* il est possible cependant que les cellules tactiles ainsi que les fibres nerveuses qui se terminent librement par des boutons dans l'épiderme soient chargées de cette fonction.

Bibliographie.

J. Carrière. *Kurze Mittheilungen zur Kenntniss der Herbst'schen und Grandry'schen Körperchen in dem Schnabel der Ente.* Arch. f. mikr. Anat. T. XXI. 1882.

Th. Eimer. *Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug.* Arch. f. mikr. Anat. T. VII. 1871.

F. Hermann. *Studien über den feineren Bau des Geschmacksorganes.* Sitzungsberichte d. K. Bayer. Acad. Math.-physik. Classe. 1888.

F. Leydig. *Ueber die Schleimcanäle der Knochenfische.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1850.

Id. *Ueber Organe eines sechsten Sinnes.* Nova acta Acad. Caes. Leopold. Carol. Germ. nat. curios. T. XXXIV. 1868. Voyez aussi les nombreux mémoires de cet auteur publiés dans Arch. f. mikr. Anatomie, Arch. f. Anatomie und Physiologie, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Arch. f. Naturgeschichte, etc.

M. Malbranc. *Sinnesorgane der Seitenlinie bei Amphibien.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XXVI. 1875.

Fr. Merkel. *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere.* Rostock, 1880.

P. et F. Sarasin. *Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884 bis 1886.* T. II. fasc. 1 et 2. *Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis Glutinosus.* Wiesbaden, 1888.

F. E. Schultze. *Ueber die becherförmigen Organe der Fische.* Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XII. 1863.

Id. *Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien.* Arch. f. mikr. Anat. T. VI. 1870.

G. Schwalbe. *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane.* Erlangen, 1883.

B. Solger. *Seitenorgane der Fische.* Arch. f. mikr. Anat. T. XVII et XVIII.

Organe de l'odorat.

Sous sa forme la plus simple l'organe de l'odorat est représenté par deux dépressions de la peau en forme de fossettes situées au-dessus de la bouche. Un nerf aboutit au fond de chacune de ces fossettes ; il y présente

un renflement ganglionnaire et distribue ses fibres aux cellules sensorielles (CELLULES OLFACTIVES). Ces dernières offrent chez beaucoup de *Poissons*, ainsi que chez certains *Amphibiens* et *Reptiles* (*Chéloniens* par exemple), une disposition qui rappelle tout à fait la structure des *éminences nerveuses*. On pourrait être tenté de considérer ces *bourgeons olfactifs*, séparés par un tissu épithélial intermédiaire, comme une disposition primitive permettant d'en déduire la *phylogénie* de l'organe olfactif, mais il ne faut pas oublier que cet arrangement des cellules neuro-épithéliales ne se montre que très tard dans le développement ontogénique, et que parfois même il n'apparaît que chez l'animal complètement adulte. Il ne peut donc être question ici de disposition héréditaire correspondant à une forme primitive des bourgeons, et la ressemblance que l'on observe est le résultat de l'*adaptation convergente*. Dans un cas comme dans l'autre le milieu ambiant est le même (l'eau), et l'on ne doit pas être surpris si ces organes acquièrent une structure semblable.

Je ne puis m'empêcher à cette occasion d'attirer l'attention sur certains faits découverts par van Wijhe. Cet auteur a montré de la façon la plus positive que dans les *embryons des Raies, l'organe olfactif ainsi que le nerf olfactif dérivent du neuropore antérieur*, c'est-à-dire du point où la portion antérieure du tube neural, qui se transforme en encéphale, reste le plus longtemps ouverte et communique directement avec la surface de l'ectoderme (1). Pour cette raison, c'est-à-dire puisque dès l'origine il existe déjà un passage pour l'eau, il est impossible, suivant van Wijhe, d'admettre, comme l'ont soutenu Dohrn, Milnes Marshall, Beard, l'existence primitive d'une fente branchiale.

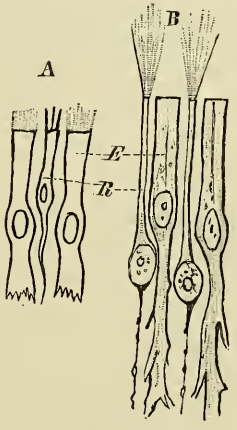


Fig. 176. — Épithélium de la muqueuse olfactive du *Petromyzon Planeri* (A) et de la *Salamandra atra* (B). *R*, cellules olfactives ; *E*, cellules épithéliales.

D'après cela on voit que l'organe olfactif se développe dans les conditions les plus favorables pour un organe sensoriel, mais que nous sommes encore bien loin de pouvoir nous former une idée de sa phylogénie. Il est permis cependant de penser que des organes primitifs du toucher qui se sont formés dans le voisinage immédiat du neuropore, mais qui n'apparaissent plus dans le développement ontogénique, ont dû jouer ici un rôle.

Quant à la *structure histologique de la muqueuse olfactive*, on trouve ici, comme nous l'avons vu, des cellules sensorielles en continuité avec des fibres nerveuses, les *cellules olfactives*, et des *cellules de soutènement* qui servent à les isoler et à les protéger. Ces deux sortes de cellules sont des produits de différenciation de l'ectoderme. A partir des *Amphibiens*, où la respiration commence à être pulmonaire, il s'y ajoute aussi des *éléments glandulaires* destinés à humecter la cavité nasale.

(1) A cette époque la *bandelette neurale* (voy. les nerfs craniens) a depuis longtemps disparu et par conséquent le nerf olfactif ne peut avoir aucun rapport génétique avec elle.

La nature des *poils*, qui surmontent chez beaucoup d'animaux l'extrémité libre des cellules olfactives, est encore obscure. Il est possible qu'ils ne représentent pas autre chose que la partie du contenu cellulaire hyalin qui fait saillie au dehors, et dans ce cas l'extrémité libre de la cellule serait ouverte (Leydig). Cette insuffisance de nos connaissances anatomiques explique pourquoi nous savons si peu de chose sur la physiologie de l'olfaction, principalement chez les animaux qui vivent dans l'eau.

L'organe de l'olfaction des *Poissons* a la forme d'un simple cul-de-sac; mais déjà à partir des *Dipnoïques* il présente une communication avec la cavité buccale. Par conséquent ici on peut distinguer des ORIFICES ANTÉRIEURS (NARINES) et des ORIFICES POSTÉRIEURS (ARRIÈRE-NARINES) DES FOSSES NASALES, et, comme de la sorte se trouve formé un passage qui peut être librement traversé par le fluide ambiant (voyez plus loin les particularités intéressantes que présentent les Dipnoïques), l'organe olfactif chez les Vertébrés à respiration aérienne, chez lesquels on peut distinguer une *région respiratoire* et une *région olfactive*, affecte des rapports importants avec l'*appareil respiratoire* (1).

Poissons.

Chez l'AMPHIOXUS la fossette ciliée située sur la face dorsale, à l'extrémité antérieure du système nerveux central, ne doit pas être considérée comme un organe olfactif, mais comme un *neuropore*. Chez cet animal il ne se développe pas d'organe olfactif ou de *nerf olfactif* analogue à ceux des autres Vertébrés.

Chez les PÉTROMYZONTES et les MYXINOÏDES l'organe olfactif est un sac *impair* extérieurement, placé immédiatement en avant de la cavité cranienne, qui s'ouvre par un canal plus ou moins long sur la face dorsale de la partie antérieure de la tête (fig. 26). Néanmoins la conformation intérieure et la présence de *deux nerfs olfactifs* prouvent que chez ces animaux l'organe olfactif dérive aussi d'une ébauche primitivement paire et qu'il a dû se porter graduellement en arrière sur la face dorsale du crâne pour s'adapter au mode d'alimentation de ces animaux, qui sucent leur nourriture (2).

Chez les SÉLACIENS l'organe olfactif a une situation opposée à celle qu'il présente chez les Cyclostomes; il est effectivement situé à la *face inférieure du museau*. A partir de ce groupe, dans toute la série des Vertébrés il est *pair* et se trouve entouré par une enveloppe cartilagineuse ou osseuse plus ou moins complète, qui est formée par le squelette céphalique.

A partir des GANOÏDES ses rapports avec le crâne sont toujours les mêmes, c'est-à-dire qu'il est placé *entre les yeux et le museau*, soit latéralement, soit plus rapproché de la face dorsale. Dans le cours de son développe-

(1) La partie olfactive est formée pendant la période fœtale par l'enfoncement de la *plaque olfactive*.

(2) Il n'est pas certain que l'on puisse comparer directement le *canal naso-palatin* des Myxinoïdes (qui s'ouvre dans la cavité buccale) avec les orifices postérieurs des fosses nasales des Vertébrés supérieurs.

ment, chacune des narines est divisée chez ces Poissons, par un repli cutané, en deux parties, l'une antérieure, l'autre postérieure. L'antérieure est souvent située, comme d'ailleurs chez les Téléostéens, à l'extrémité

Fig. 177.

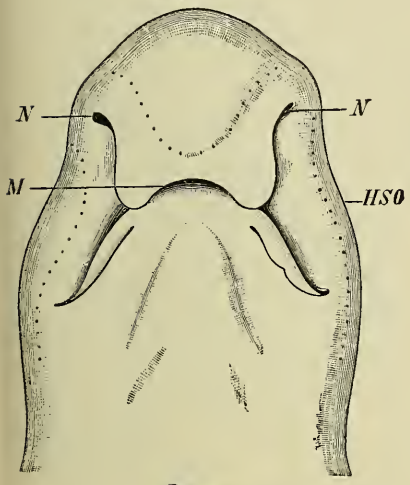


Fig. 178 A

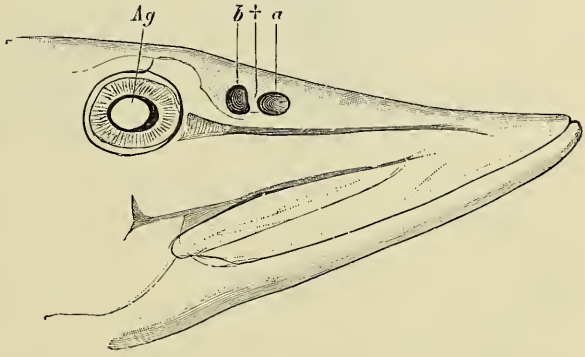


Fig. 178 B

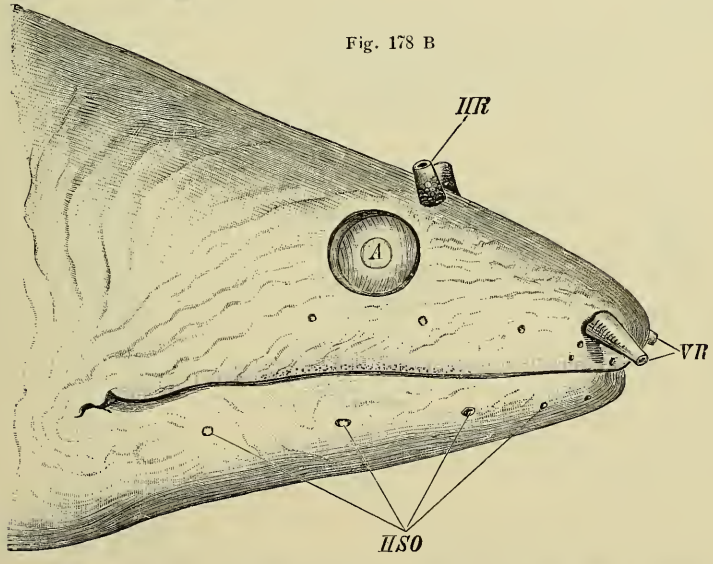


Fig. 177. — Face inférieure de la tête du *Scyllium canicula*. *N*, *N*, narines ; *M*, bouche ; *HSO*, organes du toucher.

Fig. 178. — A, face latérale d'une tête de *Brochet*. *a* et *b*, orifices antérieur et postérieur de la fossette olfactive ; †, repli cutané qui sépare *a* et *b* ; *Ag*, œil.

B, face latérale de la tête du *Muraena Helena*. *VR*, *HR*, tubes olfactifs antérieur et postérieur *A*, œil ; *HSO*, organes du toucher.

d'un tube tentaculiforme revêtu de cellules vibratiles; l'intervalle qui la sépare de l'orifice postérieur est très variable et dépend de l'épaisseur plus ou moins considérable du repli cutané (fig. 177, 178).

La *muqueuse* du sac nasal de tous les Poissons présente toujours un système plus ou moins compliqué de plis, tantôt longitudinaux ou trans-

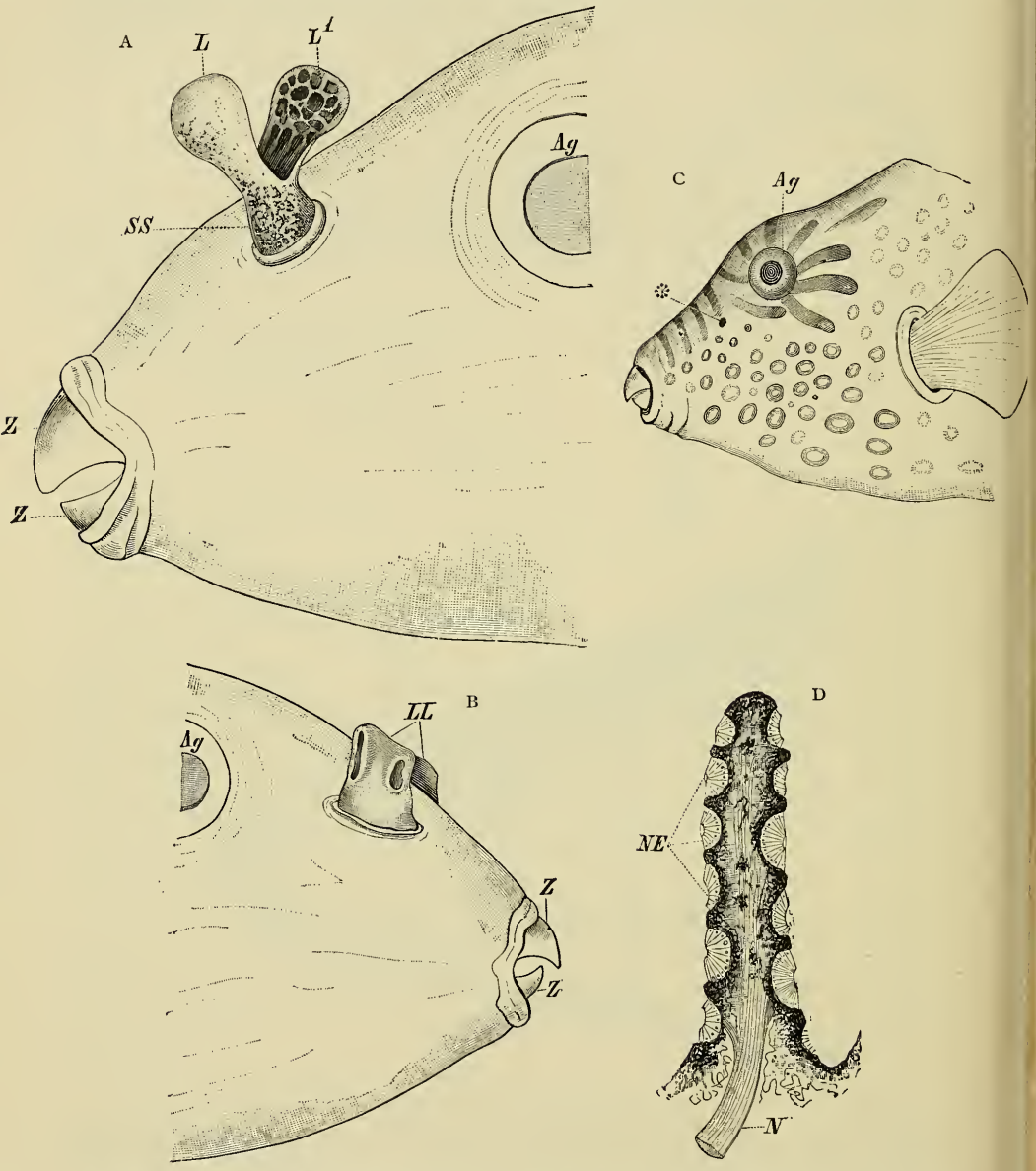


Fig. 179. — A, tête de *Tetrodon nigropunctatus*. B, tête de *Tetrodon pardalis*. C, tête de *Tetrodon papua*. D, coupe longitudinale du lobe nasal du *Tetrodon immaculatus*.
Z, *Z*, dents ; *SS*, pièce basilaire du lobe nasal *L*, *L'* ; *LL*, lobe nasal ; *Ag*, œil ; *, tache olfactive du *Tetrodon papua* ; *N*, nerf ; *NE*, éminence nerveuse.

versaux, tantôt disposés en rayonnant ou en rosette. C'est sur ces replis que se distribue le nerf olfactif.

Tous ces plis ont pour but d'augmenter la surface de la muqueuse olfactive.

L'organe olfactif le plus développé peut-être de toute la série des Poissons est celui du *Polypterus bichir*. Il présente une sorte de cavité vestibulaire, à laquelle fait suite la cavité olfactive proprement dite. Cette dernière n'est pas un simple sac, mais se compose de six compartiments, séparés par des cloisons complexes et groupés tout autour d'un axe central. Sur une coupe transversale elle offre l'aspect d'une orange. Au centre existe encore un court appendice cylindrique, qui reçoit une branche spéciale du nerf olfactif réellement monstrueux (Wiedersheim).

Tandis que dans ce Ganoïde osseux l'organe olfactif atteint un développement relativement élevé, chez certains *Téléostéens* au contraire il présente une métamorphose régressive, qui prépare sa disparition complète.

Je fais allusion ici à certains représentants de la famille des *Gymnodontes*, et en particulier à certaines espèces de *Tetrodons*. Ces animaux possèdent à la place de l'orifice nasal des appendices dans lesquels se distribue le nerf olfactif. Ces appendices peuvent être creux (fig. 179 B) ou formés d'une partie inférieure pleine divisée à son extrémité en deux larges lobes, recouverts à leur face interne par le neuro-épithélium (fig. 179 A). Dans d'autres cas il n'y a aucune trace d'appendice et le nerf se termine dans une petite région pigmentée de la peau (fig. 179 C). C'est là le dernier terme de l'atrophie; le nerf est en même temps réduit à un filament très fin. Dans tous ces cas l'épithélium olfactif présente la même disposition que les sphères nerveuses des organes du tact (fig. 179 D). Il résulte de tout ceci que, dans le cours du développement ancestral, la cavité olfactive a disparu chez les *Tétrodons* par suite du développement excessif des muscles masticateurs. Ceux-ci ont dû prendre des points d'insertion de plus en plus étendus sur les os du crâne pour s'adapter au genre d'alimentation de ces animaux, composée de Mollusques à coquille dure et de coraux; ils se sont de plus en plus étendus en avant et en même temps en arrière sur la face dorsale du crâne et ont atteint par conséquent le point où était jadis située la fossette olfactive (Wiedersheim).

Dipnoïques.

Nous rencontrons ici pour la première fois un squelette nasal bien distinct du crâne proprement dit. Il se compose chez le *Protopterus* d'une sorte de treillis cartilagineux, situé immédiatement au-dessous de la peau, dont les parties latérales sont réunies en dedans par une forte cloison. Le plancher de chaque sac nasal est formé en grande partie par le ptérygo-palatin ainsi que par du tissu conjonctif et pour une minime part par du cartilage. De haut en bas (de la face dorsale à la face ventrale) la cavité nasale est très étroite, mais latéralement elle est assez spacieuse (comp. les *sinus maxillaires des Amphibiens*). On n'y trouve aucune trace de cornets ni de glande nasale (fig. 67, *NK*), mais la muqueuse y présente un système compliqué de plis.

Chaque cavité nasale présente en arrière, immédiatement derrière la lèvre supérieure, un double orifice. L'un est placé tout contre le bord labial, l'autre beaucoup plus en arrière. Le premier correspond à l'orifice antérieur ou externe des fosses nasales des autres Vertébrés. L'organe olfactif chez les *Dipnoïques*, du moins chez le *Protopterus*, n'a ainsi aucune communication avec l'extérieur; *il ne communique qu'avec la cavité buccale.* Il ne peut donc, être impressionné, comme l'*organe de Jacobson*, que par les substances introduites dans la bouche (W. N. Parker).

Amphibiens.

L'organe olfactif des *Ichthyoïdes* se rapproche étroitement de celui des *Dipnoïques*. Il est situé latéralement sur la partie antérieure de la tête, immédiatement au-dessous de la peau, et a la forme d'un tube cartilagineux à paroi pleine (*Sirène lacertine*) ou treillissée (*Menobranchus* et *Proteus*). Le squelette céphalique osseux ne lui fournit aucun soutien.

Le plancher du sac nasal est en grande partie fibreux. En dedans la muqueuse présente, comme chez les *Cyclostomes* et le *Polyptère*, de nombreux plis radiés, *disposition, que l'on rencontre ici pour la dernière fois dans la série des Vertébrés.*

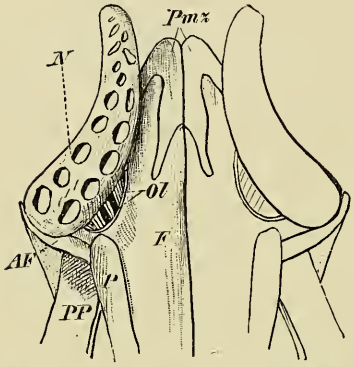


Fig. 180. — Organe olfactif du *Menobranchus lateralis*. Face supérieure. *N*, sac olfactif; *Ol*, nerf olfactif; *Pmx*, prémaxillaire; *F*, frontal; *P*, prolongement du pariétal; *PP*, ptérygo-palatin; *AF*, apophyse antorbitaire.

A partir de ce moment le même résultat, c'est-à-dire l'agrandissement de la muqueuse, est obtenu par des saillies de la couche squelettogène, par les CORNETS.

A peine marquées chez certaines *Salamandrines* (*Spelerpes*), ces formations présentent un grand développement chez les *Anoures* et en particulier chez les *Gymnophiones*, de sorte que chez ces animaux la cavité nasale est transformée en un système compliqué de cavités et de fentes. Mais toujours — et cela est vrai déjà aussi pour tous les *Dérotrèmes* et les *Salamandrines* — on distingue une *cavité principale* et une *cavité accessoire;* cette dernière peut être aussi désignée sous le nom de *sinus maxillaire*, puisqu'elle est située dans le maxillaire supérieur. Elle est complètement séparée de la cavité principale chez certains *Gymnophiones* et reçoit une branche spéciale du nerf olfactif, *de sorte qu'il existe de chaque côté deux cavités nasales séparées et deux nerfs olfactifs* (comp. les nerfs craniens). Je reviendrai plus tard sur ce point.

De nouveaux organes qui apparaissent ici pour la première fois, ce sont des GLANDES situées sous la muqueuse, disséminées ou réunies en grosses masses. Elles débouchent directement dans la cavité nasale et maintiennent par leur sécrétion la muqueuse dans un état d'humidité indispensable aux épithéliums sensoriels, qui chez les *Poissons* et les *Dipnoïques* est dû au milieu ambiant ou aux cellules caliciformes de la muqueuse buccale (*Protopterus*), ou bien elles déversent leur sécrétion dans le pharynx ou dans les arrière-narines.

Ces dernières sont toujours situées assez en avant sur le palais; elles sont en grande partie limitées par le vomer et aussi par le palatin.

Enfin il faut mentionner encore le *canal naso-lacrymal*, qui part de

l'angle antérieur de l'orbite, traverse la paroi latérale du nez et débouche dans la cavité nasale. Il conduit les larmes du sac conjonctival de l'œil dans la cavité nasale; chez tous les Vertébrés, à partir des *Salamandrines*, il est formé par une bandelette épithéliale qui se détache de l'épiderme, s'enfonce dans le derme et se creuse secondairement.

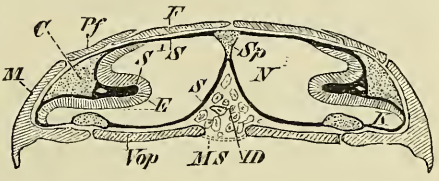


Fig. 181. — Coupe transversale des cavités olfactives du *Plethodon glutinosus*. *S*,*S*, muqueuse olfactive ; *N*, cavité principale du nez ; *K*, sinus maxillaire ; *C*, portion cartilagineuse et hyaline, et *S'*, portion fibreuse du cornet qui refoule l'épithélium olfactif (*E*) dans la cavité nasale ; *ID*, glande intermaxillaire séparée de la cavité de la bouche par la muqueuse buccale (*MS*) ; *F*, frontal ; *Pf*, préfrontal ; *M*, maxillaire supérieur ; *Vop*, voméro-palatin ; *Sp*, cloison du nez.

Par suite de ce mode d'origine aux dépens de l'épiderme, on peut supposer, sans trop d'invraisemblance, qu'il dérive primitivement des *canaux muqueux* (comp. les Poissons). On peut encore faire valoir à l'appui de cette manière de voir que chez les *larves des Anoures* il n'arrive que très graduellement dans la région du bord libre de la paupière (Born).

Reptiles.

L'organe olfactif situé latéralement chez les Poissons, directement en avant de l'encéphale chez les Amphibiens, présente, à partir des Reptiles, la tendance à se porter en arrière, et, comme il y a en même temps accroissement proportionnel en avant du squelette de la face et formation de la voûte palatine (voyez le squelette céphalique), à se glisser de la sorte plus ou moins au-dessous de l'encéphale.

Les *Crocodiliens* sont de tous les Reptiles ceux qui possèdent l'organe olfactif le plus complexe; sa conformation est plus simple chez beaucoup de *Chéloniens*, chez les *Sauriens*, les *Scinques* et les *Ophidiens*. Ces trois derniers groupes peuvent être réunis dans une description commune, parce qu'ils ne présentent, sous ce rapport, aucune différence essentielle. Nous commencerons par eux.

La cavité nasale se divise chez les *Scinques* et les *Sauriens* en *deux* parties, l'une *externe*, l'autre *interne*. La première, que l'on doit considérer comme correspondant à l'entrée très développée de la cavité nasale des Amphibiens, peut être désignée sous le nom de *vestibule*, la seconde sous celui de cavité nasale proprement dite ou de *cavité olfactive* (fig. 182, *AN*, *IN*) (Leydig); la seconde seule présente des *cellules sensorielles*, l'autre est recouverte d'un épithélium ordinaire, épidermoïde, à cellules plates, et est entièrement dépourvue de glandes.

Sur la paroi externe de la cavité nasale interne fait saillie un grand *cornet* légèrement enroulé; le cornet est également très développé chez les *Ophidiens*, qui ne possèdent pas de véritable cavité vestibulaire.

Dans l'intérieur du cornet est située une grosse *glande* qui débouche à la limite de la cavité olfactive et du vestibule. Au-dessous du cornet s'ouvre le canal naso-lacrymal; il peut également s'ouvrir sur le toit de la cavité pharyngienne (Ascalabotes) ou dans les arrière-narines (Ophidiens).

Chez les *Tortues* la conformation de la capsule nasale est aussi compliquée que variable. C'est ainsi que chez les *Tortues marines* elle se divise de chaque côté en deux conduits superposés, mais qui communiquent entre eux par des trous percés dans la cloison de séparation. Tandis que l'organe olfactif des *Sauriens* et des *Ophidiens* ne renferme relativement que peu de glandes, celui des *Chéloniens* en possède un très grand nombre.

Le déplacement de la cavité olfactive en bas et en arrière est surtout très marqué chez les *Crocodiliens* et en même temps celle-ci se divise également dans sa portion postérieure en deux cavités superposées, la supérieure, revêtue d'un épithélium sensoriel, est la *cavité olfactive proprement dite*, l'inférieure représente la *région respiratoire*. La cavité nasale communique avec certaines *cavités accessoires*, qui ne sont que des cavités aériennes et n'ont rien à faire avec la perception des sensations olfactives. Une grosse *glande*, située dans le sinus maxillaire, débouche, comme chez les Sauriens et les Ophidiens, dans la cavité nasale.

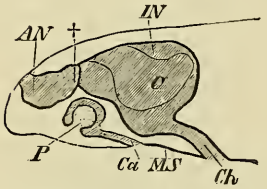


Fig. 182. — Schéma de l'organe olfactif d'un *Lézard*. Coupe sagittale. *AN*, cavité nasale externe ; *IN*, cavité nasale interne ; +, communication entre ces deux cavités ; *Ch*, arrière-narines ; *P*, papille de l'organe de Jacobson ; *Ca*, communication de cet organe avec la cavité buccale ; *MS*, muqueuse buccale.

Comme chez tous les autres Reptiles, on ne trouve aussi chez les *Crocodiles* qu'*un seul vrai cornet;* en dehors de lui est située une seconde saillie, à laquelle on donne le nom de *pseudo-cornet* (pseudoconcha). Voyez l'organe olfactif des Oiseaux (Gegenbaur).

Oiseaux.

Comme les Sauriens, tous les Oiseaux présentent un *vestibule* profondément situé, tapissé d'un épithélium pavimenteux et une *cavité olfactive* proprement dite, située plus superficiellement. Les Oiseaux ne possèdent également qu'un seul *vrai cornet*, car on ne donne ce nom qu'à *une pièce libre, distincte, soutenue par une masse squelettique faisant saillie dans la cavité nasale.* Par contre, les deux autres proéminences, dont l'une est située avec le cornet vrai dans la cavité olfactive proprement dite et l'autre dans le vestibule, sont, comme le *pseudo-cornet des Crocodiliens*, des saillies de la paroi nasale tout entière (Gegenbaur).

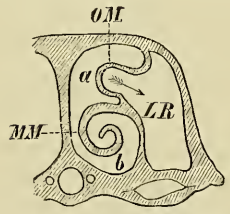


Fig. 183. — Coupe transversale de la cavité nasale droite du *Lanius minor*. *OM*, cornet supérieur ; *MM*, cornet moyen ; *a*, canal nasal supérieur ; *b*, canal nasal inférieur ; *LR*, cavité aérienne qui se continue dans le cornet supérieur et le refoule en dedans.

Le cornet vrai, qui est généralement formé par du cartilage, rarement par de la substance osseuse, présente une forme très variable ; tantôt c'est une lamelle médiocrement saillante, tantôt il est plus ou moins enroulé (il peut décrire jusqu'à trois tours de spire). En dessus et en avant de lui

débouche le canal naso-lacrymal. Il n'est pas douteux qu'il corresponde au cornet des *Urodèles* et des *Reptiles*.

La *glande nasale externe* des Oiseaux n'est pas située dans le maxillaire supérieur, mais dans le frontal et le nasal.

Mammifères.

La cavité nasale présente ici une profondeur et une hauteur plus grandes, correspondant au développement beaucoup plus considérable du squelette de la face, et par suite le *labyrinthe de l'ethmoïde*, une nouvelle partie qui n'existait pas chez les Vertébrés inférieurs, peut se développer librement. Situé d'une part entre les deux orbites, d'autre part entre la base du crâne et la voûte de la cavité buccale, la voûte palatine, l'*ethmoïde* est creusé d'un grand nombre de cavités ou cellules, tapissées par la muqueuse (labyrinthe), de sorte qu'il présente du côté de la cavité nasale des enfoncements et des saillies formés de cartilage et de substance osseuse très divers.

Les BOURRELETS OLFACTIFS qui en résultent sont en nombre très variable, disposés sur une seule rangée (*Ornithorhynques*, *Cétacés*, *Pinnipèdes*, *Primates*) ou sur plusieurs rangées (*les autres Mammifères*). Dans ce dernier cas, qui coïncide avec le développement considérable du *lobe olfactif*, l'odorat est plus perfectionné, dans le second le nombre des bourrelets olfactifs est diminué, c'est-à-dire qu'il y a ici atrophie.

La cause en est due à des *phénomènes d'adaptation*. Les *Cétacés*, chez lesquels l'organe olfactif est atrophié et transformé en un organe destiné au passage de l'air nécessaire à la respiration, nous en présentent l'exemple le plus frappant. La diminution du nombre des bourrelets olfactifs est manifestement causée ici par l'adaptation au mode d'existence de ces animaux qui vivent dans l'eau, car l'organe olfactif des animaux à respiration pulmonaire destiné à fonctionner dans l'air ne pouvait évidemment utiliser les substances odorantes suspendues dans l'eau (pour flairer la proie).

Chez les *Primates*, chez l'Homme, par exemple, l'atrophie est la conséquence d'une cause toute différente ; elle est due à ce que la faculté de percevoir les odeurs ne joue dans ce cas qu'un rôle secondaire pour la conservation de l'individu. Ce qui fait ici défaut est compensé par l'intelligence. L'appareil olfactif n'a ici, comme l'a fait remarquer avec raison Broca, que la signification d'un modeste vassal du cerveau, et n'acquiert jamais l'importance des autres organes des sens supérieurs. Les conditions qui diminuent l'importance de l'organe olfactif dans la série des Vertébrés sont très diverses.

Nous avons maintenant à rechercher quel est primitivement le *nombre des bourrelets olfactifs*. Les recherches de Zuckerkandl nous fournissent une réponse satisfaisante à cette question. *Le nombre primitif des bourrelets olfactifs est relativement peu élevé, et, lorsque dans la série des Vertébrés le nombre augmente et que ceux-ci présentent une structure compliquée, c'est toujours le résultat d'acquisitions secondaires par suite d'une tendance au perfectionnement.*

La plupart des ordres de Mammifères, par exemple la plupart des *Carnivores*, des

Rongeurs, des *Insectivores*, des *Prosimiens* et des *Marsupiaux*, possèdent cinq bourrelets olfactifs, les *Ongulés* en général plus de cinq et jusqu'à huit, les *Édentés* de six à neuf, les *Primates* de un à trois.

Les considérations précédentes s'appliquent à la *région olfactive* proprement dite, au *labyrinthe de l'ethmoïde* avec ses *bourrelets olfactifs*. J'ai, à dessein, évité d'employer l'expression de *cornet* et employé le mot de *bourrelet olfactif* proposé par Schwalbe, afin d'exclure *a priori* toute comparaison avec le cornet des Vertébrés inférieurs. Nous avons maintenant à nous demander si ce dernier persiste chez les Mammifères. Il y est effectivement représenté par le *cornet inférieur*, *mais il ne présente plus d'épithélium olfactif et son rôle physiologique a manifestement changé*. Chez les animaux, dont l'odorat est bien développé, il est plissé ou plus ou moins ramifié, c'est-à-dire que sa conformation est plus com-

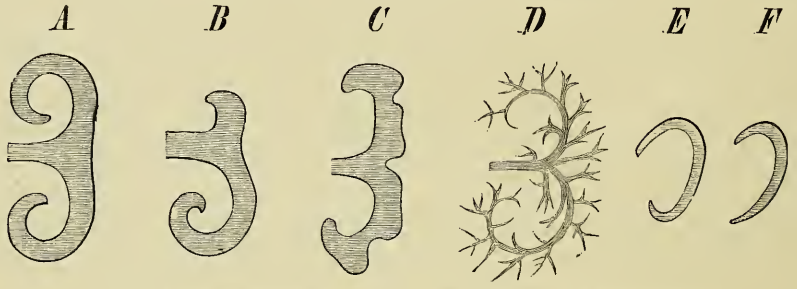


Fig. 184. — Différentes formes du cornet des *Mammifères*, d'après ZUCKERKANDL.

pliquée que chez ceux qui sont moins bien doués sous ce rapport; dans ce dernier cas, le cornet est simple ou ne décrit que deux tours de spire. *Cette dernière forme est la forme primitive d'où les autres formes dérivent secondairement.*

Le développement du cornet est toujours proportionnel au développement des ramifications du trijumeau qui se rendent dans cette région, bien que celles-ci ne soient pas limitées seulement au cornet. Par conséquent, la muqueuse nasale est le siège, non seulement des sensations de l'odorat et des sensations simples du tact, mais encore de sensations d'un ordre différent (sensations de température, sensations permettant d'apprécier le degré d'humidité de l'air). Outre le rôle que le cornet joue comme organe destiné à *flairer*, il sert encore très certainement, lorsqu'il est très ramifié, à *filtrer l'air*, à le *réchauffer* et à le *rendre humide*. Il est difficile de comprendre pourquoi il fait défaut chez des animaux qui mènent cependant le même genre de vie.

Le *cornet inférieur* est toujours situé dans la partie inférieure de la cavité nasale, qui s'ouvre dans le pharynx par les arrière-narines, c'est-à-dire dans la *région respiratoire*, tandis que les *bourrelets olfactifs* avec le labyrinthe sont rejetés plus en haut et en arrière dans la *région olfactive*.

La cavité nasale des Mammifères communique fréquemment avec des cavités accessoires, c'est-à-dire avec les *sinus frontaux*, *maxillaires*

et *sphénoïdaux*. Ces sinus, qui se forment dans la charpente primitivement cartilagineuse de l'ethmoïde, peuvent aussi présenter, lorsque le sens de l'odorat est bien développé, des *bourrelets olfactifs*, comme c'est par exemple le cas pour les sinus sphénoïdaux. Et si l'on considère en outre que le sinus maxillaire est toujours encore tapissé par la muqueuse olfactive chez les *Amphibiens* et les *Reptiles*, il est évident que ces cavités accessoires sont primitivement des dépendances de l'organe olfactif. Lorsque l'odorat s'affaiblit, ces cavités disparaissent partiellement ou en totalité, ou, si elles persistent, elles sont recouvertes par la muqueuse ordinaire et ne servent plus qu'à renfermer de l'air. Dans ce dernier cas, elles n'ont plus rien de commun avec l'odorat et remplissent un autre rôle, comme nous le verrons quand nous parlerons des *os pneumatiques* (voy. l'appareil respiratoire des Oiseaux).

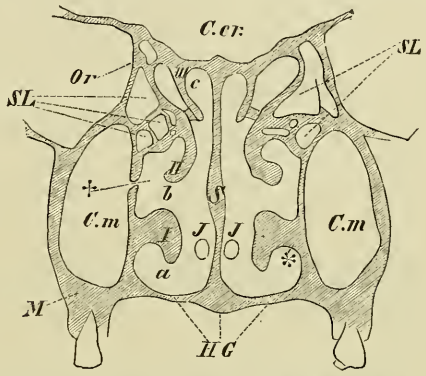


Fig. 185. — Coupe frontale des cavités nasales de l'*Homme*. *I*, *II*, *III*, cornets inférieur, moyen et supérieur ; *a*, canal nasal inférieur ; *b*, canal nasal moyen ; *c*, canal nasal supérieur ; *S*, cloison du nez ; *nd*, *nd*, rudiment de la glande nasale de la cloison ; *, point où débouche le canal naso-lacrymal ; †, orifice du sinus maxillaire (*C. m*) ; *SL*, labyrinthe de l'ethmoïde ; *HG*, palais ; *C. cr*, cavité cranienne ; *M*, maxillaire supérieur.

Les GLANDES NASALES des *Mammifères* se divisent en deux grands groupes : 1° les petites *glandes de Bowmann* disséminées partout, dont l'épithélium est composé de cellules de deux sortes, les cellules séreuses et les cellules muqueuses, et 2° un *appareil glandulaire volumineux* très répandu chez les Mammifères, découvert au XVII^e^ siècle par N. Steno (Stenson), plus tard tombé dans l'oubli, et décrit de nouveau récemment par C. Kangro sous le nom de *glande nasale de Steno*. Cette glande, qui se montre déjà de bonne heure pendant la période embryonnaire, est située latéralement dans la cavité nasale, ou dans l'intérieur de l'antre d'Hygmore, quand celui-ci existe.

Le caractère de l'appareil nasal des Mammifères qui frappe le plus les yeux, c'est la présence d'un NEZ EXTÉRIEUR qui correspond à la cavité vestibulaire des Reptiles et en est en quelque sorte le prolongement. A part les os nasaux proéminents, parmi les cartilages qui soutiennent le nez la *cloison cartilagineuse*, qui se développe sur la lame papyracée et qui se prolonge très en avant, joue un rôle prépondérant; mais il existe aussi, outre les différenciations du cartilage ethmoïdien — la cloison cartilagineuse doit être considérée comme telle — des pièces distinctes qui prennent part à la formation du nez. Telles sont les trois petites lamelles cartilagineuses situées à la pointe et dans les ailes du nez chez l'Homme, dont d'ailleurs la forme, le nombre et la grandeur sont très variables.

Le nez extérieur présente de nombreuses modifications dues à des adaptations fonctionnelles. Sa musculature est souvent très développée, principalement chez les Mammifères plongeurs, car chez eux les narines peuvent être complètement fermées par un sphincter ou par un système de valvules spéciales. Les muscles prennent un développement excessif et leur nombre est extraordinaire dans les *formations proboscidiennes* (Tapir, Porc, Taupe, Musaraigne, Éléphant; la trompe de ce dernier animal renfermerait plus de 30,000 muscles), qui fonctionnent ainsi à la fois comme *organes du tact* et comme *organes de préhension*.

Organes de Jacobson.

Sous le nom d'organes de Jacobson on désigne deux *cavités nasales accessoires*, qui se séparent de la cavité nasale proprement dite pendant la période embryonnaire, *qui sont innervées par le nerf olfactif et par le trijumeau, et qui communiquent par un orifice spécial avec la cavité buccale*. La cavité nasale accessoire, contenue dans le maxillaire supérieur des Gymnophiones présente tous ces caractères, et il ne peut y avoir aucun doute que cette cavité ne soit homologue au sinus maxillaire de tous les autres Vertébrés. Chez aucun autre de ces animaux on ne trouve une pareille séparation de la cavité nasale accessoire, et on observe au contraire de plus en plus, à mesure qu'on s'élève dans la série des Vertébrés, que le sinus maxillaire devient étranger à l'organe olfactif au point de vue physiologique, qu'il perd son épithélium olfactif et qu'il est finalement réduit à n'être plus qu'une simple cavité renfermant de l'air.

Indépendamment de l'organe de Jacobson des *Gymnophiones*, il existe chez les Sauriens, les Scinques et les Serpents certains appareils auxquels on doit attribuer la même signification (1).

Ils sont situés, comme on le voit sur la figure 182 en *P*, entre le plancher de la cavité nasale et la voûte de la cavité buccale; ce sont deux petites cavités tapissées par l'épithélium olfactif, sur le plancher desquelles s'élève une papille, et qui s'ouvrent dans la bouche par un orifice spécial, en avant des arrière-narines.

Chez les Crocodiles, les Tortues et les Oiseaux, il n'y a pas d'organes de Jacobson, mais, suivant W. K. Parker, on trouve sur le plancher de la cavité nasale certains cartilages, dont la présence chez les autres Vertébrés (par exemple, les *Lacertiliens* et les *Mammifères*) est toujours liée à l'existence des organes de Jacobson. Les organes de Jacobson sont très répandus chez les Mammifères, principalement chez les *Monotrèmes*, les *Marsupiaux*, les *Édentés*, les *Insectivores*, les *Rongeurs* et les *Ongulés*. Ils sont toujours représentés chez tous ces animaux par deux tubes entourés de capsules cartilagineuses (*cartilage vomérien* de Huschke), situés à la base de la cloison du nez; ils sont terminés en

(1) Suivant J. Beard il existe sur le plancher de l'organe de Jacobson des Serpents, dans l'épithélium olfactif, des cellules ganglionnaires disposées en bourgeon, ce qui rappelle les *bourgeons olfactifs des Anamniens* de Blaue.

cul-de-sac en arrière et débouchent en avant dans la cavité buccale par deux conduits (*conduits incisifs*) creusés dans l'intermaxillaire.

Chez l'Homme, les organes de Jacobson semblent ne plus même apparaître pendant la période fœtale; ce que jadis on prenait pour eux est le rudiment d'une *glande nasale de la cloison*, semblable à celle qui existe par exemple chez les *Prosimiens* (Gegenbaur). L'existence du cartilage vomérien de Huschke prouve d'ailleurs que les ancêtres de l'Homme ont dû posséder jadis un organe de Jacobson.

Quant au *rôle physiologique* de l'organe de Jacobson, il doit consister à soumettre au contrôle direct du nerf olfactif les aliments introduits dans la bouche.

Appareil éjaculateur des Gymnophiones.

Il existe chez les *Gymnophiones* un organe excessivement remarquable qui a les rapports les plus étroits aussi bien avec la cavité nasale qu'avec l'orbite, et dont, pour cette raison, il convient de donner ici la description.

C'est une vésicule fibreuse, située dans l'orbite, entourée de muscles puissants, qui se prolonge en avant dans un canal du maxillaire supérieur et débouche à la surface de la joue, dans le voisinage du museau. Cette dernière partie de l'organe se compose de deux tubes fibreux emboîtés l'un dans l'autre.

L'intérieur de l'appareil tout entier est traversé par un muscle longitudinal, qui fonctionne comme muscle rétracteur et qui vient se fixer sur une papille située sur son orifice, à la surface de la joue.

Tout autour de ce muscle, dans la partie vésiculaire de l'organe, se trouve une grosse *glande* qui déverse son produit de sécrétion dans la partie tubuleuse. Une deuxième *glande* également volumineuse, située dans le sinus maxillaire, traverse avec ses conduits excréteurs la paroi latérale du maxillaire supérieur et débouche aussi dans la partie tubuleuse de l'organe, près de son extrémité périphérique, précisément au point où se trouve la papille. On peut donner le nom de *glande orbitaire* à la première et celui de *glande tentaculaire* à la seconde (Wiedersheim).

Il n'est pas encore possible de déterminer avec certitude quel est le rôle physiologique de cet appareil tout à fait isolé dans la série des Vertébrés et qui n'apparaît pendant la période embryonnaire que relativement assez tard. Vraisemblablement c'est un appareil éjaculateur et, en outre, si on venait à démontrer que le produit de la sécrétion glandulaire est venimeux, une arme défensive. La présence de cet organe ainsi que le développement excessif de l'organe de l'odorat seraient corrélatifs de l'absence de sensations visuelles et auditives; car, chez ces animaux, les organes de la vue et de l'ouïe ne fonctionnent plus (au moins jusqu'à un certain degré).

Bibliographie.

J. Beard. *The nose and Jakobson's Organ.* Quart. Journ. Microsc. Science, 1888.

J. Blaue. *Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentlich über Endknospen als Endapparate des Nervus olfactorius.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1884.

G. Born. Nombreux mémoires sur la structure de la cavité nasale des Amphibiens, ainsi que sur le canal naso-lacrymal chez les principaux groupes de Vertébrés, dans Morphol. Jahrb. T. II, V, VIII.

A. Dogiel. *Ueber die Drüsen der Regio olfactoria.* Arch. f. mikr. Anat. T. XXVI. 1886.

Id. *Ueber den Bau des Geruchorgans bei Ganoiden, Teleostiern und Amphibien.* Ibid. T. XXIX. 1887.

C. Gegenbaur. *Ueber die Nasenmuscheln der Vögel.* Jen. Zeitschr. T. VII. 1873.

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier.* Tübingen, 1872.

J. Madrid-Moreno. *Ueber die morphologische Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische.* Analysé par C. Emery dans Biologisches Centralblatt. T. VI. 1886.

A. M. Marshall. *Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ.* Quart. Journ. of. Micr. Science. T. XIX. 1879.
G. Schwalbe. *Ueber die Nasenmuscheln der Säugethiere und des Menschen.* Sitzungsberichte der phys.-öcon. Gesellsch. zu Königsberg. XXIII. 1882.
Id. *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane.* Erlangen, 1887.
R. Wiedersheim. *Die Anatomie der Gymnophionen.* Jena, 1879.
Id. *Das Kopfskelet der Urodelen.* Morphol. Jahrb. T. III. 1877.
Id. *Das Geruchsorgan der Tetrodonten nebst Bemerkungen über die Hautmusculatur derselben.* Festschrift zum 70. Geburtstag A. von Kölliker's. Leipzig, 1887. Extrait dans Anat. Anzeig. 2e année. 1887.
E. Zuckerkandl. *Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle.* Wien, 1882.
Id. *Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere.* Stuttgart, 1887.
Id. *Ueber das Riechcentrum.* Stuttgart, 1887.

Organe de la vue.

Tandis que chez les Invertébrés l'organe de la vue provient d'une différenciation du *tégument*, chez les Vertébrés les éléments de l'œil qui perçoivent la lumière se développent aux dépens des *deux diverticules de la vésicule cérébrale antérieure primaire*, dont il a été question dans le chapitre relatif à l'encéphale.

C'est donc une partie du cerveau qui s'est avancée vers la périphérie.

Ces diverticules portent le nom de VÉSICULES OPTIQUES PRIMITIVES. A mesure que chaque vésicule se rapproche du tégument de la tête, le pédicule, qui la réunit au cerveau, s'allonge de plus en plus et sa cavité, qui faisait communiquer l'intérieur de la vésicule avec le ventricule, disparaît, se transforme en un cordon et devient le NERF OPTIQUE.

Au point où la vésicule arrive en contact avec l'épiderme, celui-ci commence à être le siège d'une prolifération; en même temps la paroi antérieure de la vésicule s'invagine, s'applique contre la paroi postérieure et il se forme de la sorte une coupe à double paroi appelée VÉSICULE OPTIQUE SECONDAIRE (fig. 186, B).

Plus tard les deux parois se soudent (fig. 186, B, *IB*, *AB*); l'interne donne naissance à la membrane qui est impressionnée par les rayons lumineux, c'est-à-dire à l'épithélium sensoriel de la RÉTINE, l'externe à l'ÉPITHÉLIUM PIGMENTAIRE.

La partie épidermique hypertrophiée se sépare de l'épiderme, s'enfonce dans la vésicule optique qu'elle remplit de plus en plus et forme le CRISTALLIN (fig. 186, B, *L*). L'espace qui se trouve entre ce dernier et la paroi interne de la vésicule est occupé par du tissu mésodermique, qui y pénètre en dessous par la *fente choroïdienne* et donne naissance au CORPS VITRÉ qui, plus tard, acquiert un volume supérieur à celui du cristallin, et à des vaisseaux qui servent à la nutrition de l'œil pendant la période embryonnaire (*artère et veine centrales de la rétine*, *artère hyaloïdienne ou capsulaire*, *tunique vasculaire du cristallin*).

De même que des vaisseaux se distribuent dans l'intérieur de la vé-

sicule optique secondaire, de même aussi il en existe à sa périphérie où il se forme une membrane vasculaire, la CHOROÏDE (fig. 187, *Ch*).

La choroïde s'accroît en avant pour former l'IRIS (fig. 187, *Ir*) ; au-dessous de celui-ci elle donne naissance à un système de replis radiés (*procès ciliaires*), et l'ensemble constitue en avant du cristallin un écran qui plus tard est percé d'un orifice arrondi (PUPILLE), à travers lequel pénètrent les rayons lumineux. Leur entrée dans l'œil en nombre plus ou

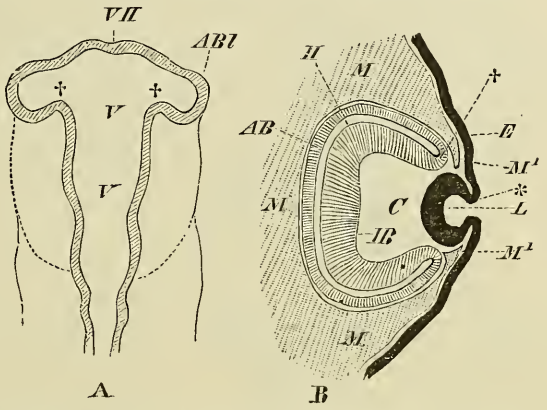


Fig. 186. — A. Ébauche de la vésicule optique primaire (*ABl*). *VH*, cerveau antérieur ; *V*, *V*, cavité des ventricules de l'encéphale, qui communique largement en †† avec la cavité des vésicules optiques primaires.

B. Vésicule optique secondaire et cristallin se séparant de l'ectoderme (demi-schématique). *IB*, couche interne de la vésicule optique secondaire qui donne naissance à la rétine ; †, point où cette couche se continue avec la couche externe (*AB*), d'où dérive l'épithélium pigmentaire ; *H*, cavité de la vésicule optique secondaire ; *L*, cristallin formé par un enfoncement de l'ectoderme (*E*) ; *, point où l'ectoderme se continue avec le cristallin ; *M*, *M*, mésoderme, qui en *M*¹, *M*¹ pénètre entre l'épiderme et le cristallin et qui formera la couche postérieure de la cornée ainsi que l'iris ; *C*, espace entre le cristallin et la rétine rempli par le corps vitré.

moins considérable est d'ailleurs réglée par l'action de deux muscles antagonistes situés dans l'iris, le *sphincter* et le *dilatateur de la pupille*. L'iris et les procès ciliaires forment donc une sorte de *diaphragme*.

La pupille ne présente donc pas des dimensions constantes, et de même aussi le cristallin subit des modifications de forme, suivant qu'il s'aplatit ou devient plus convexe. Le premier cas se présente dans la vision éloignée, le second dans la vision rapprochée. Bref, il existe un APPAREIL D'ACCOMMODATION qui est mis en jeu par un muscle (MUSCLE CILIAIRE ou *tenseur de la choroïde*) innervé par le *nerf moteur oculaire commun*, qui s'insère d'une part tout autour de l'œil à la limite de la *sclérotique* et de la *cornée*, et d'autre part sur le bord périphérique de l'iris (fig. 187, *Lc*).

En dehors de la choroïde est situé un *espace lymphatique* (*espace péri-choroïdien*) désigné sous le nom de *lamina fusca* dans la figure 187, et plus en dehors enfin une couche fibreuse, résistante, parfois en partie cartilagineuse ou même ossifiée, appelée la SCLÉROTIQUE (fig. 187, *Sc*).

La sclérotique est unie en arrière à la *gaine* aponévrotique, fournie au nerf optique par la dure-mère ; en avant elle devient transparente, et constitue la CORNÉE, recouverte par un revêtement épithélial, prolongement de la CONJONCTIVE (fig. 187, *Co*, *Cj*). La sclérotique et la cornée, par l'épaisseur et la résistance de leur tissu, forment une sorte de *squelette externe* de l'œil, et maintiennent ainsi avec la masse gélatineuse du corps vitré le globe de l'œil dans un état d'expansion indispensable à l'inté-

grité des éléments nerveux terminaux. Entre la cornée et l'iris est situé un vaste espace lymphatique (*chambre antérieure de l'œil*, fig. 187, *VK*).

L'œil est encore protégé contre les agents extérieurs par la cavité orbitaire formée par le squelette céphalique, dans laquelle il est logé, ainsi que par certaines PARTIES ACCESSOIRES qu'on peut diviser en trois catégories :

1° PAUPIÈRES ;

2° ORGANES GLANDULAIRES ;

3° MUSCLES (appareil moteur du globe oculaire).

Le globe oculaire se trouve ainsi composé d'un système de membranes concentriques, qui sont, de dedans en dehors, la *rétine* (membrane nerveuse), la *choroïde* avec l'*iris* (membrane vasculaire), et la *sclérotique* avec la *cornée* (membrane squelettique). La première corespond à la substance nerveuse, la seconde à la pie-mère, et la troisième à la dure-mère de l'encéphale. L'intérieur de l'œil est rempli par des *milieux réfringents*, c'est-à-dire le *cristallin* et le *corps vitré*. Enfin il s'y ajoute aussi des parties accessoires.

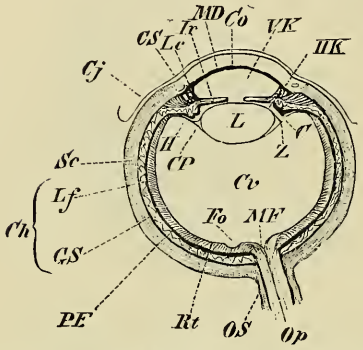


Fig. 187. — Coupe horizontale schématique de l'œil gauche de l'*Homme*, vue en dessus. *Op*, nerf optique ; *OS*, gaine du nerf optique ; *MF*, tache de Mariotte ou tache aveugle ; *Fo*, fovea centralis (tache jaune) ; *Rt*, rétine ; *PE*, épithélium pigmentaire de la rétine ; *Ch*, choroïde avec la lamina fusca (*Lf*) et la couche vasculaire (*GS*) ; *Sc*, sclérotique ; *Co*, cornée ; *Cj*, conjonctive ; *MD*, membrane de Descemet ; *CS*, canal de Schlemm (la ligne pointillée doit être prolongée à travers la sclérotique jusqu'au petit trou ovale) ; *Ir*, iris ; *Lc*, ligament ciliaire ; *C*, procès ciliaires ; *VK* et *HK*, chambre antérieure et chambre postérieure ; *L*, cristallin ; *H*, membrane hyaloïde ; *Z*, zone de Zinn ; *CP*, canal de Petit ; *Cv*, corps vitré.

La structure de l'organe de la vue est, comme celle de l'organe de l'olfaction, soumise à l'action des influences extérieures, qui tantôt déterminent un haut degré de développement, tantôt entraînent son atrophie ou même sa disparition complète ; bref elles exercent sur lui une action modificatrice et transformatrice excessivement variée.

C'est pourquoi un grand intérêt s'attache aux animaux qui vivent à l'abri de la lumière, par exemple dans la profondeur de la mer et des lacs ou dans les cavernes, et qui, par suite, ont perdu partiellement ou en totalité leurs organes visuels. Leurs représentants se rencontrent principalement parmi les *Arthropodes*, ainsi que parmi les *Vers* parasites dans les cavités du corps. Parmi les Vertébrés, on peut citer le Poisson aveugle de la caverne de Kentucky dans l'Amérique du Nord (*Amblyopsis spelaeus*), le Protée originaire des montagnes de la Carinthie (*Proteus anguineus*), les *Gymnophiones*, la *Taupe*, etc. (Voy. p. 196 et 204.) Faut-il encore ranger parmi les animaux anophthalmes le *Platanista gangetica*, Cétacé qui atteint une longueur de près de deux mètres et dont l'œil n'a que la grosseur d'un pois et est manifestement en voie de métamorphose régressive ? Cela est d'autant plus difficile à décider que les autres Cétacés qui vivent dans le Gange, dans les mêmes conditions (*Orcella fluminalis* et *brevirostris*), ne présentent pas une pareille atrophie de l'œil (M. Weber).

Je passe maintenant à la description de l'œil dans les différentes classes des Vertébrés en particulier, en laissant de côté la rétine, à laquelle je consacrerai plus loin un paragraphe spécial (voy. p. 220).

Poissons.

On n'a pas encore démontré avec certitude la présence d'un organe visuel chez l'Amphioxus. L'œil des Cyclostomes présente encore un degré inférieur de développement, probablement par suite d'atrophie, qui se manifeste non seulement par la structure de la *rétine*, mais aussi (au moins chez les *Myxinoïdes*) par l'absence du cristallin, de l'iris, d'une sclérotique et d'une cornée différenciées (1). En même temps l'œil est situé — il en est de même aussi chez l'*Ammocète* où l'œil est très petit — profondément sous la peau et le tissu cellulaire sous-cutané. Chez le *Petromyzon*, la partie correspondante de la peau s'amincit; l'animal, d'abord aveugle, jouit de la vue, le globe oculaire acquiert de plus grandes dimensions et en même temps un degré d'organisation un peu supérieur. La *sclérotique* et la *cornée* y font défaut après comme avant.

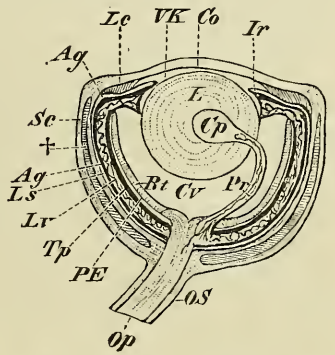


Fig. 188. — Œil de *Poisson*. *Op*, nerf optique; *OS*, gaine du nerf optique; *Rt*, rétine; *PE*, épithélium pigmentaire; *Tp*, tapis; *Lv*, couche vasculaire; *Ag*, membrane argentine; *Ls*, couche sus-choroïdienne; *Sc*, sclérotique avec des pièces cartilagineuses ou osseuses (†); *Co*, cornée; *Ir*, iris; *Lc*, ligament ciliaire; *VK*, chambre antérieure; *L*, cristallin; *Cv*, corps vitré; *Pr*, ligament falciforme; *Cp*, campanula Halleri.

Les yeux de tous les autres Poissons, à quelques exceptions près (*Raies*, *Silures*, *Anguilles*), sont volumineux, surtout chez les *Sélaciens*. Leur mobilité n'est jamais considérable et, comme la cornée est plate et que le cristallin est presque immédiatement appliqué contre elle, le globe oculaire a toujours une forme hémisphérique ou ellipsoïdale, et la chambre antérieure est toujours très petite. Au reste l'œil est conformé suivant le plan général que nous avons donné plus haut, sauf quelques particularités que nous allons indiquer.

Le *cristallin* est, comme chez tous les animaux qui vivent dans l'eau, *globuleux* et possède par conséquent un grand pouvoir réfringent. Il remplit la plus grande partie de l'intérieur du globe oculaire, de sorte qu'il ne reste plus que peu de place pour le corps vitré. *A l'état de repos il est adapté, contrairement à ce qui a lieu chez les Vertébrés supérieurs, pour la vision rapprochée.*

Comme le *muscle ciliaire* est remplacé par un ligament ciliaire, l'accommodation de l'œil des Poissons est due à un autre appareil. Cet appareil est représenté par un repli de la choroïde (processus ou ligament falciforme), qui s'étend depuis le point d'immergence du nerf optique jusqu'à l'équateur du cristallin, sur lequel il se termine par un renflement (campanula Halleri).

Cet organe renferme des nerfs, des vaisseaux et des *fibres muscu-*

(1) Voyez aussi l'organe de la vue des *Dipnoïques*.

laires lisses, dont la contraction agit sur le cristallin pour en modifier le rayon de courbure et qui constituent un *appareil d'accommodation*.

En dehors de la choroïde, immédiatement au-dessous, c'est-à-dire en dedans de l'*espace lymphatique sus-choroïdien*, se trouve une membrane à aspect argentin ou vert doré, la MEMBRANE ARGENTINE. Tantôt elle s'étend dans tout l'intérieur de l'œil (*Téléostéens*), tantôt elle est limitée à l'iris (*Sélaciens*).

Une deuxième membrane à éclat métallique, le TAPIS, est située chez les *Sélaciens* en dehors de la couche chorio-capillaire de la choroïde. Elle paraît manquer aux *Téléostéens* et aux *Pétromyzontes* (1).

La GLANDE CHOROÏDIENNE, qui existe chez les *Poissons osseux* et chez certains *Ganoïdes* (*Amia*), est constituée par un *réseau admirable* composé de veines et d'artères, qui fait saillie à côté du point d'immergence du nerf optique, entre la membrane argentine et l'épithélium pigmentaire de la rétine, et qui, par conséquent, correspond, par sa situation, à la choroïde. Ce n'est donc pas une glande; mais son rôle physiologique n'est rien moins que clair.

La sclérotique est souvent (*Sélaciens*, *Sturioniens*) transformée en grande partie en cartilage; il n'est pas rare même qu'elle soit ossifiée tout autour de la cornée. Il en est de même aussi chez les *Téléostéens*.

Ces parties solides de la sclérotique sont destinées à renforcer les parois incomplètement développées de l'orbite et peut-être aussi à protéger l'œil contre les mouvements de l'appareil maxillo-palatin. Il est certain, dans tous les cas, qu'elles protègent les parties internes de l'œil et surtout la rétine contre le poids souvent considérable de la colonne d'eau qui tend à les comprimer.

Le globe de l'œil est presque toujours entouré par un tissu adipeux, gélatineux, traversé par des fibres conjonctives et élastiques; en arrière il est articulé chez les Sélaciens d'une façon particulière avec une tige cartilagineuse qui se détache de la paroi du crâne (2).

Dipnoïques.

L'œil des DIPNOÏQUES aurait besoin d'être l'objet de nouvelles recherches. Il est très petit, possède une *sclérotique* mince, en partie cartilagineuse (W. N. Parker), une *choroïde* et un *cristallin* globuleux. Il est dépourvu d'*iris*, de *ligament falciforme*, de *campanula Halleri* et de *procès ciliaires*. Il existe quatre muscles droits.

(1) La *membrane argentine* ainsi que le *tapis* se composent d'un amas de cristaux innombrables, irisés, de carbonate de guanine, analogues à ceux qui existent dans la peau, dont ils déterminent l'éclat. Ils sont contenus dans des cellules épithéliales qui sont des produits de la transformation et de la prolifération très active des cellules endothéliales.

(2) Chez les *Pleuronectes* jeunes les yeux sont encore symétriques des deux côtés de la tête. A. Agassiz a montré que l'un d'eux se porte du côté droit vers le côté gauche, non pas comme on l'admettait jadis (Steenstrup) à travers le crâne, mais par un *mouvement de rotation* autour de l'axe longitudinal de la tête, en se rapprochant en même temps du nez. Cet œil se trouve alors situé dans le prolongement antérieur de la nageoire dorsale, ou plus exactement entre cette dernière et le frontal. Le frontal se trouve par suite modifié dans sa forme; l'orbite primitive droite disparaît graduellement. Il va de soi que dans ce changement de position, le nerf optique droit ainsi que les muscles de l'œil du même côté s'allongent considérablement, et cet allongement est rendu possible grâce à l'activité des phénomènes circulatoires.

Amphibiens.

Les *Amphibiens* et les *Reptiles* sont les Vertébrés qui possèdent en moyenne les yeux les plus gros.

Comme chez les *Poissons*, la sclérotique présente chez plusieurs *Amphibiens*, aussi bien chez les *Anoures* que chez les *Urodèles*, des pièces cartilagineuses hyalines fréquemment pigmentées. On n'y a jusqu'ici jamais observé d'*ossification*.

La courbure de la *cornée* est à peine plus considérable que chez les Poissons, cependant la forme générale du globe de l'œil se rapproche davantage de celle d'une sphère. La pupille n'est pas toujours ronde; elle est parfois, par exemple chez le *Bombinator igneus*, triangulaire; il en est de même chez plusieurs Poissons, par exemple chez le *Coregonus*.

La choroïde est dépourvue de membrane argentine, de tapis, de glande choroïdienne, de ligament falciforme ainsi que de campanula Halleri; comparée à celle des Poissons, elle se distingue par des caractères négatifs. Le corps vitré renferme d'ailleurs des vaisseaux, qui sont homologues à ceux de la *campanula* des Poissons.

L'éclat doré de l'*iris* de la *Grenouille* est dû à des cellules rondes, remplies de globules de pigment jaune pâle, et non à l'existence de cristaux en aiguilles comme ceux que nous avons constatés dans la membrane argentine des Poissons.

Non seulement l'*iris* possède des *muscles lisses*, mais il existe également entre la sclérotique et les procès ciliaires, c'est-à-dire au point où l'on trouve chez les Poissons un anneau fibreux, le *ligament ciliaire*, un *véritable muscle* encore peu développé.

Ce que nous avons dit sur les rapports du corps vitré avec le cristallin, ainsi que sur la forme de ce dernier chez les Poissons, s'applique presque textuellement aux Amphibiens. *D'une façon générale on peut constater que l'œil des Amphibiens, à part quelques caractères négatifs, est conformé d'après le type de l'*œil des poissons, *et que son développement ne montre aucun progrès essentiel sur celui-ci.*

Le *corps ciliaire*, bien qu'encore petit, est cependant nettement développé chez les *Anoures*. Il est formé d'une couronne de nombreux plis radiés, qui passent sur la face postérieure de l'iris et s'arrêtent seulement au niveau du bord de la pupille. Chez les *Urodèles* le corps ciliaire a le même aspect que la *choroïde;* il est lisse comme celui des Poissons et ne se distingue de la choroïde que parce qu'il n'est pas recouvert par la rétine; il en est exactement de même chez tous les Vertébrés.

Le petit œil des *Gymnophiones*, de même que celui du *Protée*, est, comme nous l'avons déjà dit plus haut, en voie de rétrogradation. Chez l'un comme chez les autres il est caché profondément sous la peau; cependant chez les Gymnophiones on peut parfois l'apercevoir encore par transparence sous la forme d'une petite tache de pigment foncé; il possède encore toutes les parties constituantes essentielles de l'œil des Vertébrés. Chez le *Protée*, le *cristallin* et le *corps vitré* font défaut.

Reptiles et Oiseaux.

Ici, principalement chez les *Oiseaux*, les dimensions du globe de l'œil, par rapport à la tête, sont beaucoup plus considérables que chez les Amphibiens. La sclérotique est en grande partie cartilagineuse et présente en avant, chez les *Sauriens*, les *Scinques* et les *Chéloniens*, un cercle de *lamelles osseuses*. Ce cercle a été retrouvé aussi chez beaucoup de formes fossiles d'Amphibiens et de Reptiles. Il s'est transmis par hérédité aux Oiseaux (fig. 189 et 190, †). Chez ces derniers il existe fréquemment aussi des pièces osseuses disposées en cercle ou en forme de fer à cheval autour du nerf optique.

Fig. 189. — Anneau osseux de la sclérotique du *Lacerta muralis*.

Tandis que le globe de l'œil est généralement globuleux chez les Reptiles, chez les Oiseaux — surtout chez les *Rapaces nocturnes*, beaucoup moins chez les espèces aquatiques — il est allongé et se divise en deux portions très distinctes, l'une antérieure plus grande, l'autre postérieure petite (fig. 190). La première est fermée en avant par la *cornée* très fortement bombée (*Co*); elle renferme la chambre antérieure très spacieuse (*VK*), ainsi qu'un *muscle ciliaire strié* (*muscle de Crampton*) très compliqué et divisé en plusieurs parties. Chez les Reptiles ce muscle est également strié et bien développé, bien qu'il n'atteigne pas le degré excessif de développement qu'il présente chez les Oiseaux.

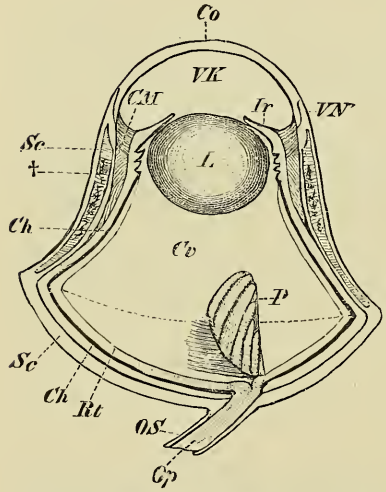


Fig. 190. — Œil d'un *Oiseau de proie nocturne*. *Rt*, rétine ; *Ch*, choroïde ; *Sc*, sclérotique avec des pièces osseuses en † ; *CM*, muscle ciliaire ; *Co*, cornée ; *VN*, ligne d'union de la cornée avec la sclérotique ; *Ir*, iris ; *VK*, chambre antérieure ; *L*, cristallin ; *Cv*, corps vitré ; *P*, peigne ; *OP*, nerf optique ; *OS*, gaine du nerf optique. La ligne pointillée menée dans la partie la plus large du globe oculaire divise celui-ci en un segment antérieur et un segment postérieur.

Chez les *Reptiles* (par exemple chez les *Lacertiliens* et les *Scinques*), le *tapis* peut encore se développer, mais il n'en est plus jamais ainsi de la *membrane argentine* et de la *glande choroïdienne*. Les *Oiseaux* ne présentent aucun de ces trois organes. Mais la plupart des *Reptiles* et des *Oiseaux* possèdent par contre un PEIGNE, qui est l'homologue du *ligament falciforme des Poissons*. Il manque chez l'*Hatteria* et les *Chéloniens ;* chez les autres Reptiles il est peu marqué, mais chez les *Oiseaux* il est très développé (fig. 190, *P*). Chez eux il s'étend depuis le point d'immergence du nerf optique jusqu'à la capsule du cristallin, ou se termine, ce qui est le cas le plus fréquent, bien avant. Il est toujours plus ou moins

plissé chez les Oiseaux; il se compose essentiellement d'anses capillaires enchevêtrées et paraît chez tous les Sauropsidés servir à la nutrition du noyau de l'œil et de la rétine. Il n'a rien de commun avec l'accommodation.

L'*Iris* renferme des *muscles striés*, aussi peut-il réagir instantanément sous l'influence des impressions lumineuses. Il présente une coloration très vive, qui est due non seulement à la présence du pigment, mais encore à celle de gouttelettes graisseuses.

La *pupille* est généralement ronde; elle peut aussi avoir la forme d'une fente verticale, par exemple chez plusieurs Reptiles et chez les Hiboux.

On rencontre aussi des dispositions semblables chez les *Poissons* et les *Amphibiens* et j'ajouterai d'ores et déjà que la pupille n'est pas toujours ronde chez les *Mammifères*. C'est ainsi que chez les *Ongulés*, chez certains *Marsupiaux*, *Cétacés*, etc., elle est ovale transversalement, ou a la forme d'une fente verticale (*Félins*).

Mammifères.

Le globe de l'œil est en général, surtout chez les *Primates*, plus complètement entouré par les parois osseuses de l'orbite que chez la plupart des Vertébrés, et c'est en partie la raison pourquoi il ne se développe plus de pièces cartilagineuses ou osseuses dans la sclérotique, qui est toujours fibreuse. Les *Monotrèmes* font seuls exception.

La *cornée* présente, sauf chez les *Mammifères qui vivent dans l'eau*, où elle est sensiblement aplatie, une courbure prononcée, et le globe de l'œil est plus ou moins sphérique.

La choroïde de beaucoup de Mammifères offre un *tapis* formé soit de cellules, soit de fibres; c'est à sa présence que l'œil des *Carnivores*, des *Pinnipèdes*, des *Ruminants*, des *Solipèdes*, etc., doit la faculté de luire dans l'obscurité (phénomènes d'interférence).

Certaines formations homologues au *ligament falciforme* ou au *peigne* ne se montrent chez les Mammifères que pendant la période fœtale; nous ne pouvons ici que les mentionner.

Le *muscle ciliaire* n'est formé que de fibres lisses; il sert à accommoder l'œil pour la *vision rapprochée* (voy. plus haut l'œil des Poissons). *Le cristallin des Mammifères, à l'état de repos, est ainsi accommodé pour la vision à distance.*

La face antérieure du cristallin présente un rayon de courbure plus grand que la face postérieure, et est en rapport avec la face antérieure du corps vitré creusé d'une dépression pour le recevoir (*fossa patellaris*).

La couleur de l'iris et de la pupille dépend, outre du pigment, de l'épaisseur de l'iris et de la sclérotique, de la quantité de sang contenue dans le premier, ainsi que des variations de l'éclairage.

La *circulation du sang dans l'œil des Vertébrés* est assurée par deux systèmes de vaisseaux, l'un *externe*, l'autre *interne*, situés dans le globe oculaire et qui s'anastomosent au point d'immergence du nerf optique.

Le premier se compose des vaisseaux de la *choroïde*, de l'*iris*, de la *sclérotique* et du *bord de la cornée*, le second des vaisseaux du *corps vitré*, de la *campanula Halleri*, du *peigne* (*ligament falciforme*) et de la *rétine*. Ceux-ci jouent chez les *Mammifères* un rôle plus important que chez les autres Vertébrés; chez ces derniers en effet ils n'existent que rarement. Chez les *Sauropsidés* les vaisseaux de la rétine font défaut; ils sont remplacés par les anses capillaires du peigne, et chez les *Poissons*, les *Anoures* et les *Serpents*, par les *vaisseaux hyaloïdiens*. Les *Urodèles* ne possèdent pas de vaisseaux dans le corps vitré.

Les *espaces lymphatiques* décrits par Schwalbe dans l'œil des Vertébrés, par exemple l'espace *périchoroïdien* situé entre la sclérotique et la cornée, l'*espace intervaginal* du *nerf optique*, qui correspond à l'espace sus-arachnoïdien et à l'espace sous-arachnoïdien du système nerveux central, et la *chambre antérieure* ont une grande importance physiologique. Il existe aussi un grand espace lymphatique qui entoure le globe de l'œil et qui communique avec l'*espace arachnoïdien* du cerveau.

Rétine.

Le *nerf optique* pénètre dans l'œil à angle droit ou sous un angle aigu. Il forme à son point d'immergence un *chiasma* et va se distribuer aux éléments sensibles de la rétine.

Cette dernière doit donc présenter sa plus grande épaisseur au niveau de l'entrée du nerf optique, c'est-à-dire au niveau de la *tache aveugle* ou *tache de Mariotte;* elle diminue graduellement d'épaisseur en avant vers le corps ciliaire, et finalement n'est plus formée que par une seule couche de cellules à l'origine de l'iris.

La rétine, limitée en dedans et en dehors par une membrane anhyste et hyaline (*limitante interne*, *limitante externe*), complètement transparente à l'état vivant, se compose de deux sortes de substances différentes au point de vue histologique et au point de vue physiologique, une *substance de soutien* et une *substance nerveuse*. La première (*fulcrum*) s'étend entre la limitante interne et la limitante externe, qui lui servent en quelque sorte de cadre; sur la figure 191 elle est représentée par une teinte plus claire, tandis que les parties nerveuses ont une teinte plus foncée et sont granuleuses; celles-ci sont divisées en sept couches concentriques :

Couche cérébrale de la rétine Ganglion optique périphérique ou ganglion rétinien (Schwalbe).	1° Couche des fibres nerveuses. 2° Couche des cellules ganglionnaires. 3° Couche granuleuse ou moléculaire interne. 4° Couche des grains internes. 5° Couche granuleuse externe.
Couche des cellules visuelles	6° Couche des grains externes. 7° Couche des bâtonnets et des cônes avec l'épithélium pigmentaire.

A. Dogiel, en employant la méthode (modifiée) d'Ehrlich, est arrivé aux résultats

intéressants suivants : Chez aucun Vertébré les bâtonnets et les cônes ne sont colorés par le bleu de méthyle; par contre des éléments nerveux issus de la couche des grains externes pénètrent toujours entre les cônes et les bâtonnets, et s'appliquent contre eux. Les dernières terminaisons paraissent être tantôt en forme de bouton (*Ganoïdes*), tantôt en forme de massue (*Reptiles*); boutons et massues sont surmontés d'un poil très fin. Tantôt enfin elles sont représentées par des filaments variqueux que l'on peut suivre jusqu'au delà de la membrane limitante externe (*Amphibiens* et *Oiseaux*).

Ces couches sont disposées de telle sorte que la couche des fibres nerveuses est en contact avec le corps vitré, c'est-à-dire est interne, et que la couche des cônes et des bâtonnets est en rapport avec la choroïde, c'est-à-dire est externe.

Par conséquent, dans l'œil des Vertébrés, les articles terminaux des cellules neuro-épithéliales — on entend par là les cônes et les bâtonnets ainsi que la couche des grains externes — sont situés en dehors, c'est-à-dire dans la direction opposée à celle des rayons lumineux incidents. Ces derniers doivent donc, pour arriver jusqu'à eux, traverser toutes les couches de la rétine situées en dedans d'eux, ce qui n'offre aucune difficulté, car nous avons vu que la rétine à l'état vivant est entièrement transparente.

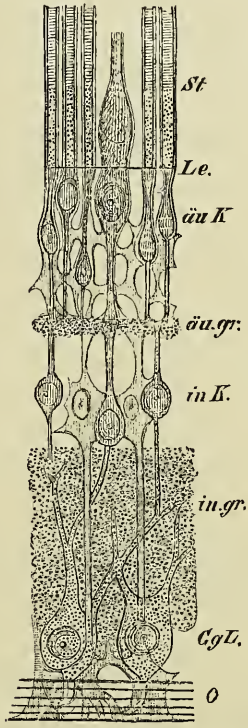


Fig. 191. — Rétine, d'après Merkel. La substance nerveuse est représentée par une teinte foncée, la substance de soutien par une teinte grise plus claire. *O*, couche des fibres nerveuses; *Gg. L.*, couche des cellules nerveuses; *in. gr.*, couche granuleuse interne; *in K.*, couche des grains internes; *äu. gr.*, couche granuleuse interne; *äu K*, couche des grains externes; *Le.*, limitante externe; *St*, couche des cônes et des bâtonnets.

La composition de la rétine est la même chez tous les Vertébrés, mais le développement des différentes couches, surtout celle des *cônes et des bâtonnets*, présente des variations très étendues, aussi bien au point de la dimension que du nombre; cependant on peut dire d'une manière générale que l'épaisseur de la couche des cônes et des bâtonnets est en raison inverse de celle de la couche des grains externes.

Les *Poissons* possèdent les bâtonnets les plus longs, de sorte que chez eux l'épaisseur de la couche des bâtonnets forme le tiers, et dans quelques cas même la moitié de l'épaisseur de la rétine. Chez les *Mammifères* elle n'en forme que le quart et il en est de même chez les *Oiseaux*.

Les *Grenouilles* et la *Salamandre*, et surtout les différentes espèces de *Spelerpes*, possèdent les plus gros bâtonnets (les cônes sont beaucoup plus petits); un millimètre carré n'en renferme qu'environ 30,000, tandis que chez l'Homme on en trouve dans le même espace de 250,000 à 1,000,000. Les Oiseaux tiennent sous ce rapport le milieu entre les Animaux et l'Homme (Leuckart).

Chez les *Poissons* les bâtonnets, qui sont phylétiquement plus anciens, l'emportent de beaucoup sur les cônes; chez les *Reptiles* et les *Oiseaux* on observe précisément le contraire. En outre les cônes de plusieurs *Reptiles* et de tous les *Oiseaux* renferment des *gouttelettes d'huile colorées;* on les rencontre aussi chez les *Marsupiaux*.

Chez tous les Vertébrés il existe un point de la rétine où l'acuité de la vision est à

son maximum et qui présente une organisation spéciale. Ce point correspond à la *fossette centrale* ou à la *tache jaune (fovea centralis, macula lutea)*, situées au milieu du segment postérieur de l'œil. A ce niveau toutes les couches de la rétine placées au-dessous de la couche des cônes et des bâtonnets s'amincissent ; les bâtonnets eux-mêmes disparaissent et les cônes seuls persistent (fig. 187, *Fo*). Le rôle physiologique de l'*épithélium pigmentaire* consiste dans la production d'une substance colorante, le *rouge* ou *pourpre rétinien*. Comme cette substance est détruite par la lumière, la rétine joue pour ainsi dire le rôle d'une plaque photographique, et même d'un atelier de photographie complet, où l'ouvrier, représenté par l'épithélium pigmentaire, prépare continuellement la plaque par l'application d'une nouvelle quantité de substance sensible (*pourpre*) et efface l'ancienne image produite (*optographie, optogramme*). Par conséquent la vision ne serait pas autre chose qu'un phénomène photo-chimique.

Il est d'ailleurs à remarquer que l'existence du *pourpre rétinien* n'est pas une condition *sine qua non* de la vision. Effectivement, comme la *rhodopsine n'existe que dans les bâtonnets seuls*, tous les animaux (par exemple beaucoup de Reptiles) qui ne possèdent que des *cônes* et *pas de bâtonnets* en sont dépourvus. De même la *fovea centralis*, qui ne présente que des cônes chez tous les Vertébrés, ne renferme jamais de rhodopsine.

Le pourpre rétinien fait défaut aussi à quelques *animaux nocturnes*, par exemple l'*Engoulevent* et les *Chauves-souris* (*Vespertilio serotinus*), ainsi qu'aux *Pigeons* et aux *Gallinacés*. Il existe chez le *Blaireau* et le *Hibou*, bien que ce soient des animaux nocturnes.

Enfin mentionnons encore une très importante découverte de Engelmann.

Les cônes de tous les Vertébrés se raccourcissent sous l'influence de la lumière ; ils s'allongent dans l'obscurité (réaction photo-mécanique des cônes). L'expérience montre que la partie excitable des cônes est l'article interne (contractile).

L'étendue absolue et relative de l'allongement des cônes varie en général chez les différents animaux ; elle peut même dans les mêmes circonstances différer dans le même œil dans les différentes formes de cônes. Cet allongement est surtout considérable chez les *Poissons* et les *Grenouilles ;* il est réduit au minimum chez la *Couleuvre à collier*.

Les mouvements des cônes et de l'épithélium pigmentaire sont sous la dépendance directe du système nerveux. Aussi ces mouvements se manifestent-ils dans l'autre œil placé à l'abri de la lumière, et même encore chez des animaux décapités, pourvu que le cerveau soit intact.

Il y a donc là une *action commune sympathique des deux rétines due à l'association des nerfs et des cellules pigmentaires par l'intermédiaire de trajets nerveux* (*nerfs optiques*). Les *nerfs optiques* sont donc non seulement des *nerfs centripètes chargés de transmettre les impressions lumineuses*, mais encore des *nerfs centrifuges moteurs*. Ils doivent par conséquent renfermer *deux sortes de fibres nerveuses ;* mais les cônes et les cellules pigmentaires sont aussi excités par *voie réflexe* par l'irritation d'une partie éloignée d'un corps quelconque, par exemple par l'irritation de la peau exposée à l'influence de la lumière, et il en est de même des Grenouilles, dont les yeux sont tenus dans *l'obscurité complète*. Ces mouvements peuvent aussi être déterminés par le tétanos causé par la strychnine, par les courants d'induction, c'est-à-dire par des *excitants où la lumière n'entre pour rien*.

Parties accessoires de l'œil.

a. *Muscles de l'œil.*

Le globe oculaire est mû par *six* muscles, quatre *droits* (*droit supérieur, droit inférieur, droit externe, droit interne*) et deux *obliques* (*grand oblique, petit oblique*). Les premiers, qui naissent au fond de l'orbite et

en général sur la gaine aponévrotique que la dure-mère fournit au nerf optique, forment une pyramide, dont le sommet est en arrière au fond de la cavité orbitaire et dont la base vient s'insérer sur la sclérotique dans le plan équatorial du globe de l'œil.

Les deux muscles obliques naissent ordinairement près l'un de l'autre sur la face interne, nasale, de l'orbite; à partir de là ils entourent en dessous et en dessus, de dedans en dehors, le globe de l'œil, et forment comme une sorte de ruban circulaire.

Chez les *Mammifères* il n'en est pas tout à fait de même. Le grand oblique naît chez eux au fond de l'orbite; il se dirige de là directement en avant, jusqu'à l'angle interne (antérieur) de l'œil, devient tendineux, et se réfléchit sur une poulie fibro-cartilagineuse fixée sur l'arcade orbitaire formée par le frontal. Il change alors de direction et vient s'insérer obliquement sur le globe oculaire.

Outre ces six muscles, il en existe encore fréquemment d'autres désignés sous les noms de muscle *rétracteur de l'œil* (très développé chez les *Ongulés*), *muscle carré* et *muscle pyramidal*. Ces deux derniers servent à faire mouvoir la membrane nictitante; on les rencontre chez les *Reptiles* et les *Oiseaux*. Ces trois muscles sont innervés par le *moteur oculaire externe*. Quant aux nerfs qui innervent les muscles droits et obliques, je renverrai au chapitre relatif aux nerfs craniens.

b. *Paupières.*

Les *paupières*, qui servent à protéger l'œil, sont très rudimentaires chez les *animaux qui vivent dans l'eau* et surtout chez les *Poissons*. Elles sont représentées chez eux par des replis ou des lobes cutanés, circulaires ou demi-circulaires immobiles, qui limitent plus ou moins nettement l'œil des parties voisines en dessus et en dessous.

Les paupières des *Dipnoïques*, des *Amphibiens*, des *Reptiles* et des *Oiseaux*, ne sont en général pas encore non plus nettement différenciées de la peau et restent à un degré inférieur de développement, car elles sont immobiles ou douées de mouvements très limités. Cela s'applique surtout à la paupière supérieure qui renferme parfois (*Lacertiliens*, *Scinques*, *Oiseaux*) des *os dermiques* ou des *fibro-cartilages*.

Les paupières sont tapissées sur leurs faces postérieures, chez tous les Vertébrés, par une muqueuse, la *conjonctive*. En se réfléchissant sur l'œil la conjonctive forme le *fornix conjunctivæ* (cul-de-sac de la conjonctive ou oculo-palpébral) (1).

Chez les *Mammifères*, les paupières, séparées de la peau par des plis distincts, sont très mobiles et munies de *cils* sur leur bord libre (fig. 193).

Elles renferment dans leur intérieur une lame fibreuse, résistante, à laquelle on donne le nom de *cartilage tarse*. Les muscles, qui meuvent

(1) Chez les *Serpents* et les *Ascalabotes* les deux paupières sont soudées et forment au devant de l'œil une membrane transparente, qui tombe et est renouvelée à chaque mue.

les paupières, sont au nombre de deux, un sphincter qui entoure la fente palpébrale, *muscle orbiculaire des paupières* et un *muscle releveur de la paupière supérieure*. Chez les Sauropsidés et plusieurs Mammifères (par exemple les Ongulés), il existe en outre un troisième muscle, le *muscle abaisseur de la paupière inférieure*.

L'absence ou le développement rudimentaire des paupières chez tous les Vertébrés autres que les Mammifères se trouve, jusqu'à un certain point, compensé par la présence d'une *troisième paupière*, la MEMBRANE NICTITANTE. Celle-ci ne dérive pas, comme les deux autres, de la peau ; c'est un simple repli de la conjonctive ; elle est pourvue, comme nous l'avons vu, de muscles spéciaux.

La membrane nictitante, dont le rudiment existe déjà chez quelques Sélaciens, renferme fréquemment un cartilage ; elle est située derrière la paupière inférieure, ou dans l'angle antérieur (interne) de l'œil (*Reptiles*). Le premier cas s'observe par exemple chez les *Anoures* et les *Oiseaux*, où elle prend un si grand développement qu'elle peut recouvrir toute la face antérieure de l'œil. Chez les *Mammifères*, elle est toujours située dans l'angle antérieur (interne) de l'œil ; chez les *Primates*, elle est réduite à un petit *repli semi-lunaire*, c'est-à-dire qu'elle est rudimentaire.

c. *Glandes.*

Les glandes se divisent en trois groupes : 1° les GLANDES LACRYMALES ; 2° les GLANDES DE HARDER ; 3° les GLANDES DE MEIBOMIUS.

Toutes trois servent à lubréfier la surface libre de l'œil et à en écarter les corps étrangers.

Chez les *Poissons* et les *Dipnoïques* (1), le milieu ambiant paraît suffire à remplir ce rôle. Les appareils sécréteurs commencèrent à se développer autour de l'œil lorsque les Vertébrés manifestèrent la tendance à quitter l'eau pour vivre sur la terre.

C'est ainsi qu'on voit déjà apparaître chez les *Urodèles*, le long de la paupière inférieure, un organe glandulaire formé par l'épithélium de la conjonctive. Cet organe, en s'accroissant au niveau de l'angle antérieur et de l'angle postérieur de l'œil, en s'atrophiant graduellement dans sa partie moyenne, donne naissance chez les *Reptiles* à deux glandes, qui se différencient histologiquement et physiologiquement chacune dans une voie différente. L'une devient la GLANDE DE HARDER, toujours située dans l'angle antérieur de l'œil et entourant en dedans et en dessous dans une étendue plus ou moins grande le globe oculaire, l'autre forme la GLANDE LACRYMALE (fig. 192, *HH*^{1}, *Th*). Cette dernière conserve sa position primitive dans l'angle postérieur de l'œil pendant toute la vie, elle reste même encore jusque chez les *Oiseaux* dans la région de la paupière inférieure et est innervée par la deuxième branche du trijumeau. Chez

(1) Pendant le sommeil estival du *Protopterus* la sécrétion produite par les cellules caliciformes cutanées suffit évidemment à lubréfier la cornée qui n'est pas différenciée de la peau.

les *Mammifères* elle tend de plus en plus à se diviser en plusieurs parties et à se loger dans la région de la paupière supérieure, de sorte qu'ici les conduits excréteurs débouchent dans le sac conjonctival supérieur (fig. 194, **). Néanmoins jusque chez les Primates quelques conduits débouchent encore dans le sac conjonctival inférieur et indiquent ainsi la position primitive de la glande lacrymale (Sardemann).

La sécrétion lacrymale se déverse en général par plusieurs orifices dans le sac conjonctival et s'y accumulerait, si elle n'était entraînée vers l'angle interne de l'œil

Fig. 192.

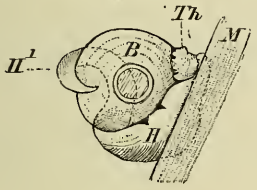


Fig. 193.

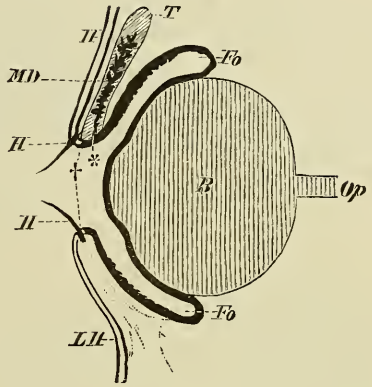


Fig. 194.

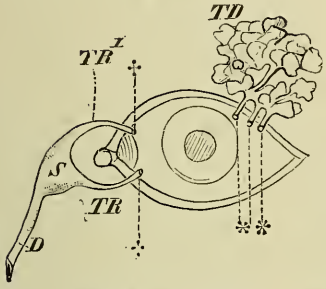


Fig. 192. — Glande de Harder (*H*, *H*¹) et glande lacrymale (*Th*) de l'*Anguis fragilis*. *M*, muscles masticateurs; *B*, globe oculaire.

Fig. 193. — Coupe verticale schématique de l'œil d'un *Mammifère*. *Op*, nerf optique; *B*, globe oculaire; *Fo*, *Fo*, cul-de-sac oculo-palpébral; *LH*, *LH*, couche externe cutanée des paupières, qui, sur le bord libre de celles-ci, en †, se continue avec la conjonctive; *T*, cartilage tarse avec les glandes de Meibomius (*MD*) qui débouchent en *; *H*, *H*, cils.

Fig. 194. — Schéma de l'appareil lacrymal d'un *Mammifère*. *TD*, glande lacrymale, divisée en plusieurs parties; **, ses canaux excréteurs; ††, points lacrymaux; *TR*, *TR*¹, conduits lacrymaux; *S*, sac lacrymal; *D*, canal naso-lacrymal.

par le clignement des paupières. En ce point, immédiatement en avant de la *caroncule lacrymale*, se trouvent sur le bord inférieur et supérieur des paupières, souvent au sommet de petites papilles, les *points lacrymaux*, qui parfois (*Rongeurs*, *Sauriens*, *Oiseaux*) ont la forme d'une fente. Des points lacrymaux partent de courts canaux, qui se dirigent transversalement vers la racine du nez où ils débouchent dans le *sac lacrymal* (fig. 194, *TR*, *TR*¹, *S*) (1).

De là les larmes passent dans le conduit *naso-lacrymal* (fig. 194. *D*), qui débouche chez les Mammifères dans les fosses nasales, au-dessous du cornet inférieur. Nous renverrons pour l'anatomie et le développement de ce canal à ce que nous avons dit dans le paragraphe relatif à l'organe de l'odorat.

La *glande de Harder* est bien différenciée chez tous les Vertébrés à partir des *Amphibiens anoures* jusqu'aux Mammifères. Jusqu'à ces derniers

(1) Les glandes lacrymales offrent un développement véritablement monstrueux chez les *Tortues marines* (*Chelonia*).

temps on croyait qu'elle n'existait pas chez les *Primates;* mais Giacomini l'a découverte avec un petit *cartilage* dans la membrane nictitante chez certaines races nègres de l'Afrique centrale. Ces races présentent donc des caractères plus primitifs que la race caucasique.

Les GLANDES DE MEIBOMIUS appartiennent au groupe des glandes sébacées. Elles n'existent que chez les *Mammifères*. Ce sont des glandes tubuleuses ramifiées ou des glandes en grappes situées dans l'épaisseur de la paupière supérieure. Elles débouchent sur le bord libre de la paupière et sécrètent une matière grasse.

Chez les *Cétacés*, non seulement les *glandes de Meibomius*, mais aussi les *glandes lacrymales* ainsi que les *points lacrymaux* et les *canaux lacrymaux*, ont complètement disparu. La *membrane nictitante* est rudimentaire. La *glande de Harder* existe et on trouve aussi une couche glandulaire épaisse située sous la conjonctive palpébrale (*glandes conjonctivales*).

Chez le *Phoque* et l'*Hippopotame* la glande lacrymale est très atrophiée. Les conduits vecteurs des larmes font complètement défaut; il en est de même aussi chez la *Loutre vulgaire*.

Toutes ces atrophies sont dues à ce que ces animaux vivent dans l'eau.

Bibliographie.

E. Berger. *Beiträge zur Anatomie des Sehorganes der Fische.* Morphol. Jahrb. T. VIII. 1882.
Th. W. Engelmann. *Ueber Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einflusse des Lichtes und des Nervensystems.* Comptes rendus de la 8e séance du Congrès médical international. Copenhague, 1884.
C. Giacomini. *Annotazioni sulla anatomia del Negro* (*Esistenza della ghiandola d'Harder in un Boschimane. Duplicità della cartilagine della plica semilunaris etc.*). Atti della R. Accademia delle Scienze di Torino. T. XXII. 1887.
C. Heinemann. *Beiträge zur Anatomie der Retina.* Arch. f. mikr. Anat. T. XIV. 1877.
L. Kessler. *Zur Entwicklung des Auges.* Leipzig, 1877.
R. Leuckart. *Organologie des Auges.* In A. Graefe und Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Heilkunde. T. I. *Anatomie und Physiologie.*
W. Manz. *Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges.* Ibid.
H. Müller. *Gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges.* Herausgegeben von O. Becker. Leipzig, 1872.
E. Sardemann. *Die Thränendrüse.* Preisschrift. Freiburg im Breisgau. Publié dans Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau. 1887. Extrait dans Zool. Anz. 1884.
M. Schulze. *Die Retina.* Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig, 1871.
G. Schwalbe. *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane.* Erlangen, 1887.
Voyez aussi les mémoires de A. Dogiel dans Arch. f. mikr. Anat. T. XXII, et dans Anat. Anz. 3e année. 1888.

Organe de l'ouïe.

Nous avons indiqué, à l'occasion des neuro-épithéliums de l'organe du goût et de l'organe olfactif, certains rapports avec les *organes des sens de la peau* des *Poissons* et des *Amphibiens*, rapports que nous retrouvons également dans l'*organe de l'ouïe, car ici aussi l'épithélium sensoriel dérive des téguments, c'est-à-dire de l'ectoderme*. Au niveau du cerveau postérieur primitif apparaît de chaque côté une fossette, qui s'enfonce

de plus en plus, se sépare plus tard du reste de l'ectoderme et forme une *vésicule*. L'épithélium qui la tapisse se différencie et donne naissance à deux sortes de cellules, les *cellules sensorielles allongées*, que nous connaissons depuis longtemps (*cellules auditives*), et les *cellules indifférentes de soutènement*. Les premières sont en relation avec des nerfs et portent des *cils* à leur extrémité libre.

Comme les autres *organes supérieurs des sens*, l'organe de l'ouïe des Vertébrés est toujours situé dans la *tête*, entre le groupe du trijumeau et

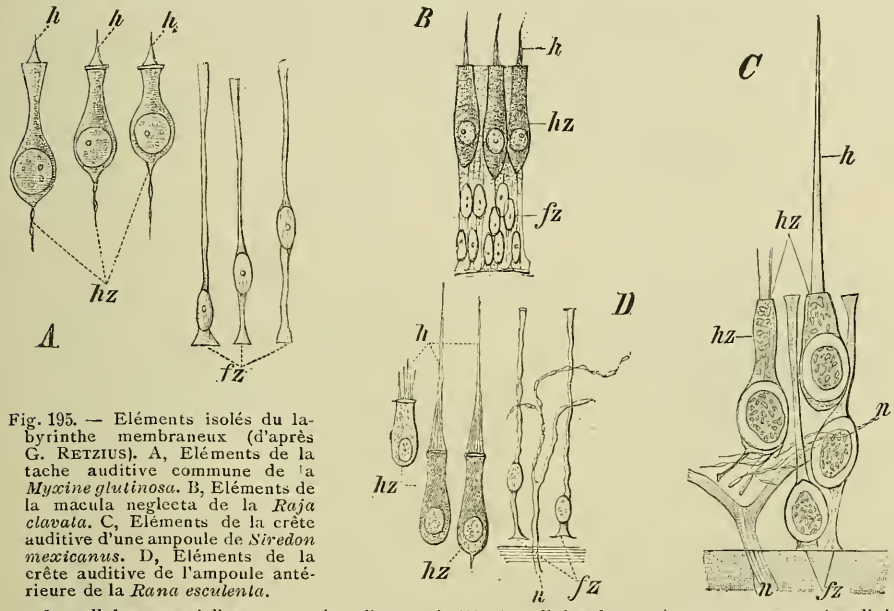


Fig. 195. — Eléments isolés du labyrinthe membraneux (d'après G. Retzius). A, Eléments de la tache auditive commune de la *Myxine glutinosa*. B, Eléments de la macula neglecta de la *Raja clavata*. C, Eléments de la crête auditive d'une ampoule de *Siredon mexicanus*. D, Eléments de la crête auditive de l'ampoule antérieure de la *Rana esculenta*.

hz, cellules sensorielles surmontées d'une soie (*h*); *fz*, cellules de soutènement; *n*, *n*, nerf se divisant en fibrilles. A gauche de D la soie est rompue et l'on voit les filaments qui la constituent.

le groupe du nerf vague. Chez le fœtus, la première ébauche apparaît à gauche et à droite de l'arrière-cerveau (fig. 196, *LB*) et lorsque la vésicule s'est, comme nous l'avons dit, séparée de chaque côté de l'ectoderme et s'est unie avec le prolongement du cerveau qui constitue le *nerf auditif*, elle s'enfonce dans le tissu mésodermique du crâne, perd sa forme primitive arrondie ou ovale et se divise en deux parties. On donne à ces deux parties, qui communiquent au début par une très large ouverture (*canalis utriculo-sacularis*) les noms d'utricule (*sacculus ellipticus*) et de saccule (*sacculus sphæricus* vel *rotundus*) (fig. 197, *u*, *s*, *cus*). De la première, qui représente la *partie supérieure* du labyrinthe membraneux, dérivent les canaux demi-circulaires; de la seconde, qui correspond à la *partie inférieure* du labyrinthe, dérivent l'aqueduc du vestibule (ou *conduit endolymphatique*) et le limaçon (ou *cochlée*) (p. 197).

Tout cet appareil très compliqué constitue l'*organe auditif membraneux* ou labyrinthe membraneux. Il est entouré secondairement par du

tissu mésodermique, qui, au début, est immédiatement en contact avec lui, mais qui, plus tard, en est séparé par un espace étroit, par suite de la résorption de ses couches internes.

Il se forme de la sorte une cavité, qui a exactement la forme du labyrinthe membraneux, forme qu'elle conserve lorsque plus tard les couches périphériques du mésoderme se chondrifient ou s'ossifient. Par suite on distingue donc, outre le LABYRINTHE MEMBRANEUX, UN LABYRINTHE OSSEUX et une cavité intermédiaire entre les deux, remplie de lymphe, la CAVITÉ PÉRILYMPHATIQUE. La cavité du labyrinthe membraneux, qui renferme également un liquide, est appelée CAVITÉ ENDOLYMPHATIQUE.

Les *canaux demi-circulaires*, sauf chez les *Cyclostomes*, sont toujours

Fig. 196.

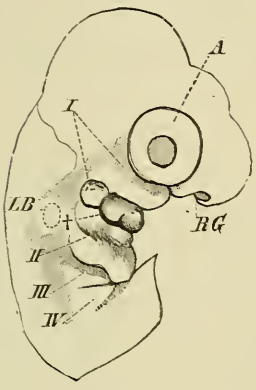


Fig. 197.

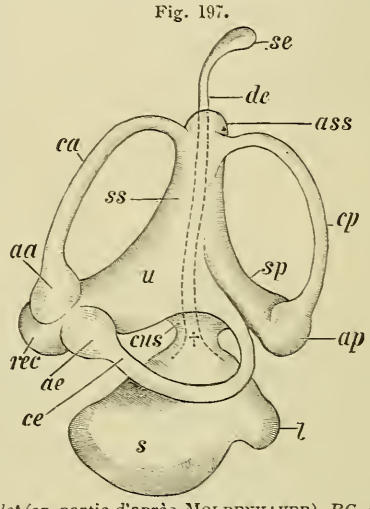


Fig. 196. — Partie antérieure d'un embryon de *Poulet* (en partie d'après MOLDENHAUER). *RG*, fossette olfactive primitive; *A*, œil; *I* à *IV*, les quatre arcs branchiaux; ✝, point où commence à se former le conduit auditif externe; *LB*, vésicule du labyrinthe (vésicule auditive primitive) vue par transparence à travers les téguments.

Fig. 197. — Labyrinthe membraneux (oreille interne) des *Mammifères* vu par la face externe (figure demi-schématique).

u, utricule; *rec*, recessus utriculi; *sp*, sinus postérieur de l'utricule; *s*, saccule; *l*, recessus sacculi (lagena); *cus*, canal utriculo-sacculaire : *de*, *se*, conduit et sac endolymphatique; le conduit se détache en ✝ du saccule; *ss*, sinus supérieur de l'utricule; *ass*, sommet du sinus supérieur de l'utricule; *ca*, *ce*, *cp*, canaux demi-circulaires antérieur, externe et postérieur; *aa*, *ae*, *ap*, ampoules correspondant à chacun de ces canaux.

au nombre de trois et situés dans des plans perpendiculaires l'un sur l'autre. On les distingue sous les noms de canal *antérieur* (*sagittal*), canal *postérieur* (*frontal*) et canal *externe* (*horizontal*). Le premier et le dernier naissent par une extrémité renflée (*ampoule*) de la partie de l'utricule appelée *recessus utriculi*. Le canal postérieur présente aussi une extrémité renflée en ampoule (fig. 197).

Quant aux autres extrémités des canaux demi-circulaires, celle du canal horizontal s'élargit en entonnoir et débouche isolément dans l'utricule, celles du canal antérieur et du canal postérieur se réunissent en un tube commun (*sinus utriculi superior*), qui s'ouvre dans l'utricule (fig. 197).

Les branches du *nerf auditif* se distribuent aux points suivants du labyrinthe membraneux où se trouvent également situés les *épithéliums sensoriels* (1) : 1° les *trois ampoules* des canaux demi-circulaires, où les cellules auditives sont placées sur des crêtes internes saillantes (*crêtes acoustiques*) (2); 2° l'*utricule*, où se trouve une grosse *tache acoustique*, qui se continue dans le *recessus utriculi*, ainsi que dans le saccule et aussi dans l'ébauche du limaçon, auquel ce dernier donne naissance, c'est-à-dire dans le *recessus cochleæ* (*lagena*). Enfin, il faut y ajouter encore 3° la *tache* découverte par Retzius (*macula acustica neglecta*). Chez les *Poissons*, les *Oiseaux* et les *Reptiles*, elle est située sur le plancher de l'utricule, tout près du canal utriculo-sacculaire; chez les *Amphibiens*, sur la paroi interne du saccule. Chez les Mammifères et l'Homme, elle s'atrophie graduellement ou même disparaît complètement. Les diverses parties de la plaque sensorielle, c'est-à-dire de la *tache acoustique* (*macula acustica*), primitivement continues, se séparent plus tard les unes des autres et constituent déjà chez les Téléostéens autant de taches distinctes (3).

Les *poils auditifs* sont relativement courts dans les *taches acoustiques* à l'exception de la *macula neglecta;* ils s'enfoncent dans une membrane de recouvrement spéciale qui renferme de *petits cristaux* en nombre plus ou moins considérable ou même des *concrétions* dures (*Téléostéens*). Les poils sont plus longs sur les *crêtes acoustiques* (fig. 195 C et D); ils font fortement saillie dans la cavité de l'ampoule. Ils ne s'enfoncent pas dans une membrane de recouvrement, et ce que l'on prenait jadis pour elle et ce qu'on a décrit sous le nom de *cupula terminalis,* n'est pas autre chose qu'un produit artificiel dû au mode de préparation employé.

Plus on s'élève dans la série des Vertébrés, plus le *mésoderme* prend une part considérable à la formation de l'organe auditif. Au début, c'est-à-dire chez les *Poissons*, encore situé immédiatement au-dessous de l'enveloppe extérieure du crâne et ainsi très facilement accessible aux ondes sonores transmises en partie par l'opercule, en partie par la cavité branchiale ou par l'évent, l'organe de l'ouïe s'écarte de la surface et s'enfonce de plus en plus, ce qui nécessite la formation de nouvelles voies de transmission des ondes sonores. Bref, il se forme un système de canaux qui établit la communication avec l'extérieur, c'est-à-dire un

(1) Sur les différentes plaques nerveuses on trouve chez tous les Vertébrés et aussi chez beaucoup d'Invertébrés des concrétions formées principalement de carbonate de chaux. Ces *otolithes* se développent dans les cellules épithéliales, qui tapissent les cavités du labyrinthe, et deviennent plus tard libres; ils présentent des dimensions et une forme très variables. Les plus gros se rencontrent chez les Téléostéens. Tantôt ils forment une masse continue dans le labyrinthe tout entier, tantôt ils sont disposés par groupes. Leur rôle physiologique est peu connu (sens de l'équilibre?).

(2) Les *crêtes acoustiques* se développent déjà sous forme de bourrelets épithéliaux ovales dans la vésicule auditive primitive avant qu'il n'y ait la moindre trace des canaux demi-circulaires. Ce n'est donc que secondairement qu'elles se trouvent être situées dans les ampoules (v. Noorden).

(3) Dans la portion supérieure du labyrinthe membraneux l'ampoule du canal demi-circulaire postérieur est la seule partie innervée par un rameau du *nerf cochléen;* toutes les autres reçoivent des filets du *nerf vestibulaire*.

CANAL AUDITIF EXTERNE, une CAISSE DU TYMPAN, dans laquelle sont situés les OSSELETS DE L'OUIE, et enfin un conduit qui réunit cette dernière avec le pharynx (TROMPE D'EUSTACHE). Ce système de canaux qui est partagé en deux portions, l'une externe, l'autre interne, par une membrane vibrante, la MEMBRANE DU TYMPAN, placée entre le canal auditif externe et la

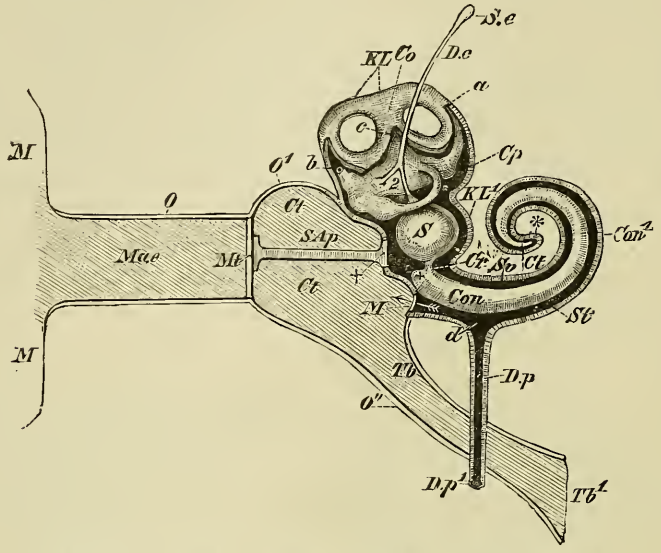


Fig. 198. — Schéma de l'ensemble de l'organe auditif de l'*Homme*.

Oreille externe. *M*, *M*, pavillon de l'oreille ; *Mae*, conduit auditif externe ; *O*, sa paroi ; *Mt*, membrane du tympan.

Oreille moyenne. *Ct*, *Ct*, caisse du tympan ; *O'*, sa paroi ; *SAp*, chaîne des osselets représentée par une simple tige ; ÷, base de l'étrier qui ferme la fenêtre ovale ; *M*, membrane du tympan secondaire qui ferme la fenêtre ronde ; *Tb*, trompe d'Eustache ; *Tb'*, son embouchure dans le pharynx ; O'', sa paroi.

Oreille interne, dont la plus grande partie du labyrinthe osseux (KL, KL') a été enlevée. *S*, saccule ; *a*, *b*, les deux canaux demi-circulaires verticaux, dont l'un (*b*) est coupé ; *c*, *Co*, commissure des canaux demi-circulaires du labyrinthe membraneux et du labyrinthe osseux ; *S.e*, sac endolymphatique ; *D.e*, conduit endolymphatique bifurqué en 2 ; *Cp*, espace périlymphatique ; *Cr*, canal de réunion ; *Con*, cochlée ou limaçon membraneux, qui forme en ÷ le cul-de-sac du vestibule ; *Con'*, limaçon osseux ; *Sv*, rampe vestibulaire, et *St*, rampe tympanique qui en * communiquent l'une avec l'autre au niveau de la cupula terminalis (*Cl*) ; *D.p*, conduit périlymphatique, qui se détache en *d* de la rampe tympanique et débouche en *D.p'*. Le canal demi-circulaire horizontal n'est désigné par aucune lettre, mais il est facile à reconnaître.

caisse du tympan, est situé au point où se trouve pendant la période embryonnaire la première fente branchiale, ou, ce qui est la même chose, au point où se trouve chez plusieurs Poissons l'*évent*. A partir des *Reptiles* et des *Oiseaux* apparaissent les premiers vestiges du PAVILLON DE L'OREILLE, qui ne se développe complètement que chez les *Mammifères*.

Poissons et Dipnoïques.

Sauf chez les CYCLOSTOMES, où l'on observe des modifications en partie difficiles à interpréter (atrophies ?), le labyrinthe membraneux des Poissons est conformé d'après le type général que nous venons d'exposer, et il en est de même aussi chez tous les Vertébrés supérieurs. Partout (les *Lophobranches* et l'*Orthagoriscus Mola* font seuls exception) il se di-

vise en une *portion supérieure*, dont la conformation générale reste toujours la même, et en une *portion inférieure* qui se différencie et se développe de plus en plus, en même temps que son rôle physiologique devient plus important. La première correspond à l'*utricule* et aux *ca-*

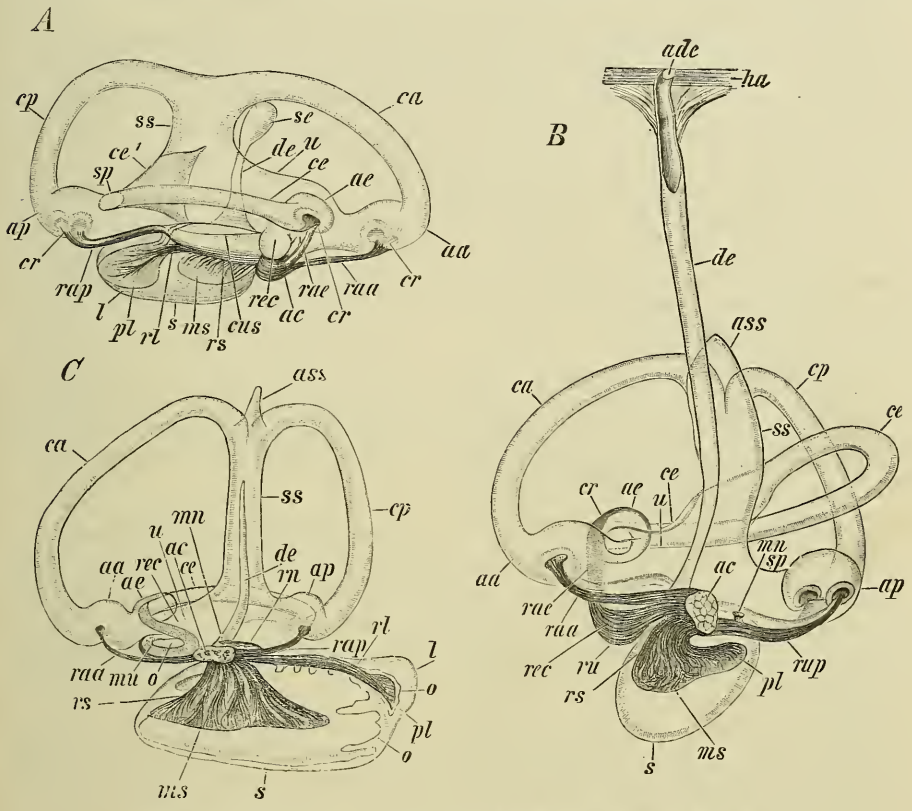


Fig. 199. — Labyrinthe membraneux des Poissons, d'après G. Retzius.
A. Labyrinthe de l'*Acipenser sturio*. Face externe.
B. Labyrinthe de la *Chimaera monstrosa*. Face interne.
C. Labyrinthe de la *Perca fluviatilis*. Face interne.

u, utricule; *ss*, sinus supérieur de l'utricule; *sp*, sinus postérieur de l'utricule; *ass*, sommet du sinus supérieur; *rec*, recessus utriculi; *aa*, ampoule antérieure; *ae*, ampoule externe; *ap*, ampoule postérieure; *ca*, canal demi-circulaire antérieur; *cp*, canal demi-circulaire postérieur; *ce*, *ce*, canal demi-circulaire externe; *s*, saccule; *cus*, canal utriculo-sacculaire; *de*, conduit endolymphatique qui, en *ade*, débouche au dehors à travers la peau (*ha*); *se*, sac endolymphatique; *l*, lagénule; *mu*, tache auditive du recessus utriculi; *cr*, crête auditive des ampoules; *ms*, tache auditive du saccule; *mn*, macula neglecta; *pl*, papille auditive de la lagénule; *ac*, nerf auditif; *raa*, rameau de l'ampoule antérieure; *rae*, rameau de l'ampoule externe; *rap*, rameau de l'ampoule postérieure; *ru*, rameau du recessus utriculi; *rs*, rameau du saccule; *rl*, rameau de la lagénule; *rn*, rameau de la macula neglecta; *o*, otolither (du recessus utriculi, du saccule et de la lagénule).

naux demi-circulaires, la seconde au *saccule* et au *limaçon*. Celui-ci n'est encore chez les Poissons qu'un tout petit appendice du *saccule* (*lagena*), qui communique largement avec ce dernier par le canal sacculo-cochléen. *Utricule* et *saccule* communiquent encore, mais pas toujours, l'un avec l'autre par le *canal sacculo-utriculaire*.

Tandis que chez les *Pétromyzontes* toutes les *taches acoustiques* sont

confondues en une seule, tous les *Téléostéens*, *Ganoïdes* et *Sélaciens* possèdent des *taches distinctes* dans le *recessus utriculi*, dans le *saccule* et dans la *lagena*, et en outre la *macula neglecta*. Enfin dans les ampoules se trouvent des *crêtes acoustiques*.

On voit, dans la figure 199, que le nerf acoustique des *Téléostéens* se divise en *trois branches*. L'une se rend aux ampoules des canaux demi-circulaires antérieur et externe et à l'utricule, la seconde à l'ampoule postérieure, et enfin la troisième au saccule et à la lagena. Enfin il y a encore un rameau (*ramus neglectus*) qui se détache de la branche de l'ampoule postérieure et se termine sur la *macula neglecta*.

Chez les *Élasmobranches* on peut distinguer trois types différents d'organes auditifs, le type des *Holocéphales*, le type des *Squales* et celui des *Raies*. Tous trois sont des modifications du type fondamental : celui des Raies est celui qui s'en écarte le plus, celui des Holocéphales celui qui s'en écarte le moins (fig. 199 B). Ces modifications résultent essentiellement de la séparation du *recessus utriculi* de l'utricule ainsi que des ampoules antérieure et interne, et de sa réunion avec le saccule (*canalis recesso-sacculari*s).

Chez les *Chimères* la *lagena ne s'est pas encore différenciée* et sa papille est encore réunie avec la tache acoustique du saccule. Chez les Squales et les Raies, la lagena existe et sa papille chez ces dernières est plus nettement séparée de la tache acoustique du saccule. Il sera plus loin question du *canal endolymphatique*, qui s'ouvre à la surface du crâne (fig. 199 B, *de, ade*).

Rapports de l'organe de l'ouïe avec la vessie natatoire des Poissons.

On les observe dans *quatre familles de Téléostéens :* 1° les *Siluroïdes ;* 2° les *Gymnotides ;* 3° les *Characinides*, et 4° les *Cyprinoïdes*.

Chez tous ils consistent dans la présence d'une *chaîne d'osselets* (appareil de Weber), qui s'étend de l'extrémité antérieure de la vessie natatoire à l'organe auditif, et *qui permet à l'animal d'avoir conscience du degré de plénitude de la vessie natatoire*.

Cette chaîne d'osselets provient de la transformation de certaines parties (arcs supérieurs, apophyses épineuses, apophyses transverses [?]) des quatre premières vertèbres et des quatre premières côtes ; elle est formée de quatre pièces, auxquelles on a donné les noms peu heureux de *stapes* (étrier), *claustrum*, *incus* (enclume), et de *malleolus* (marteau).

Ces osselets sont situés dans un système de cavités formées par des diverticules de la dure-mère, qui s'étendent en arrière, le long de la colonne vertébrale, vers la vessie natatoire ; elles sont remplies du même liquide huileux qui se trouve dans la cavité cranienne.

L'organe de l'ouïe des Dipnoïques est conformé d'une manière générale comme celui des *Poissons ;* par la séparation du grand *recessus utriculi* de l'utricule et des ampoules des canaux semi-circulaires sagittal et horizontal, ainsi que par sa réunion avec le saccule, il se rapproche de celui des *Sélaciens* et surtout de celui des *Chimères* (G. Retzius).

Amphibiens.

Bien qu'on ne puisse méconnaître que l'organe de l'ouïe des Amphibiens se rattache à celui des *Dipnoïques* et des *Poissons*, cependant il présente certaines différences remarquables. Elles se rapportent avant

tout à la *lagena*, qui, surtout chez les *Anoures*, tend à se distinguer du saccule et atteint un degré de développement de plus en plus élevé.

On trouve la première ébauche d'une *papille acoustique basilaire du limaçon* chez les *Salamandrines;* on en voit même déjà des vestiges chez le *Menopoma* et le *Siredon pisciformis*. Chez les uns comme chez les autres elle est encore située *dans la lagénule;* il n'y a donc pas encore ici de véritable *partie basilaire avec un cadre cartilagineux*. Celle-ci (c'est-à-dire une *membrane basilaire semblable à celle des Vertébrés supérieurs*) ne commence à apparaître que chez les *Anoures*, chez lesquels la paroi très épaisse du limaçon présente un petit diverticule particulier. Dans celui-ci il existe un point nettement circonscrit sur lequel se trouve tendue une membrane fixée dans un cadre cartilagineux (*membrane basilaire*).

Ainsi aux terminaisons nerveuses que nous avons vues chez les Poissons vient s'en ajouter chez les Amphibiens supérieurs encore une autre, la *papille acoustique basilaire du limaçon.*

Un autre perfectionnement (qui n'existe pas chez les Poissons) consiste dans la présence d'une plaque cartilagineuse, qui se sépare chez les Urodèles de la paroi de la capsule auditive osseuse, qui correspond à la *plaque basilaire de l'étrier* des Vertébrés supérieurs et qui ferme la *fenêtre ovale* (voyez le crâne des Urodèles). On ne rencontre de *caisse du tympan* avec une *membrane du tympan* encore située à fleur de peau, ainsi qu'une *trompe d'Eustache*, que chez les *Anoures*, et ici l'appareil qui conduit les ondes sonores est déjà aussi bien plus développé.

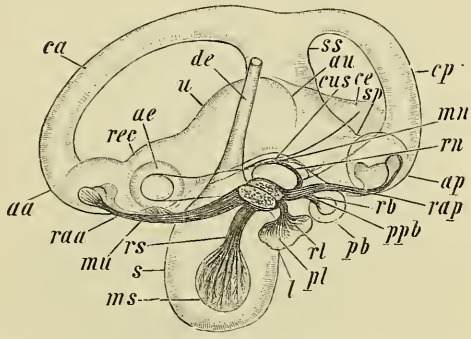


Fig. 200. — Labyrinthe membraneux de la *Rana esculenta*, face interne (d'après G. Retzius).
u, utricule; *ss*, sinus supérieur de l'utricule; *sp*, sinus postérieur de l'utricule; *rec*, recessus utriculi; *aa*, ampoule antérieure; *ae*, ampoule externe; *ap*, ampoule postérieure; *a*, canal demi-circulaire antérieur; *ce*, canal demi-circulaire externe; *cp*, canal demi-circulaire postérieur; *s*, sacule; *de*, conduit endolymphatique; *l*, lagénule; *pb*, partie basilaire de la cochlée; *cus*, canal utriculo-sacculaire; *mu*, tache auditive du recessus utriculi; *ms*, tache auditive du saccule; *mm*, macula neglecta; *pl*, papille auditive de la lagénule; *ppb*, papille auditive basilaire; *raa*, nerf de l'ampoule antérieure; *rap*, nerf de l'ampoule postérieure; *rs*, nerf du saccule; *rn*, nerf de la macula neglecta; *rl*, nerf de la lagénule; *rb*, nerf basilaire.

Tandis que chez les *Urodèles*, principalement chez les *Pérennibranches* et les *Dérotrèmes*, les canaux demi-circulaires sont très surbaissés, chez les *Anoures* leur courbure est beaucoup plus prononcée. Le *sinus utriculi superior* est chez tous les Amphibiens court et large. Le *saccule* par contre présente chez les *Urodèles* une dimension considérable par rapport à la portion supérieure du labyrinthe et une forme arrondie que l'on n'observe jamais chez les Poissons; chez les *Anoures* il est très réduit par suite de la formation du diverticule cochléen.

L'organe de l'ouïe des Gymnophiones présente un caractère rudimentaire; *nulle part on ne rencontre de terminaisons nerveuses*. Le *nerf*

acoustique paraît être aussi atrophié. Pour le reste, cet organe ne diffère pas de celui des autres Amphibiens.

Reptiles et Oiseaux.

Ici aussi, où les *Chéloniens* présentent sous plusieurs rapports dans la conformation de leur organe auditif des points de rapprochement avec les Urodèles, les modifications principales ont trait au limaçon, et, à ce point de vue, on peut constater un développement progressif régulier des *Chéloniens* et des *Ophidiens* jusqu'aux *Sauriens* et aux *Crocodi-*

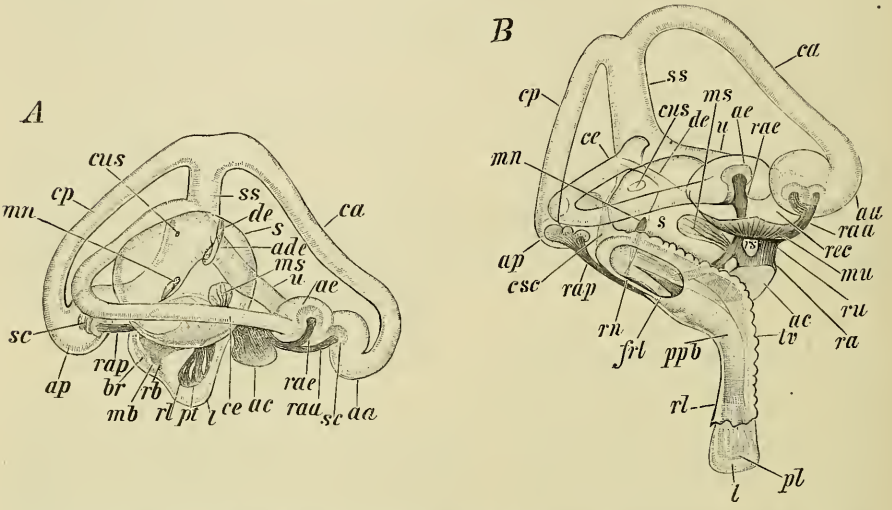


Fig. 201. — A, Labyrinthe membraneux du *Lacerta viridis*, et B, labyrinthe membraneux de l'*Alligator mississippiensis*, vus par la face externe (d'après G. Retzius).

u, utricule; *ss*, sinus supérieur de l'utricule; *rec*, recessus utriculi; *aa*, ampoule antérieure; *ae*, ampoule externe; *ap*, ampoule postérieure; *ca*, canal demi-circulaire antérieur; *ce*, canal demi-circulaire externe; *cp*, canal demi-circulaire postérieur; *s*, saccule; *de*, conduit endolymphatique; *ade*, orifice du conduit endolymphatique; *l*, lagénule; *cus*, canal utriculo-sacculaire; *csc*, canal sacculo-cochléen; *frl*, trou du recessus de la rampe tympanique; *tv*, tegmentum vasculosum; *ms*, tache auditive du saccule; *mn*, macula neglecta; *mu*, tache du recessus utriculi; *pl*, papille auditive de la lagénule; *ppb*, papille auditive basilaire; *ac*, nerf auditif; *ra*, son rameau antérieur; *raa*, nerf de l'ampoule antérieure; *rae*, nerf de l'ampoule externe; *rap*, nerf de l'ampoule postérieure; *ru*, nerf du recessus utriculi; *br*, nerf basilaire; *rs*, nerf du saccule; *rn*, nerf de la macula neglecta; *rl*, nerf de la lagénule; *mb*, membrane basilaire.

liens. Encore très peu développé chez les premiers, le limaçon s'accroît de plus en plus en forme de canal (ductus cochlearis) et finalement chez les *Crocodiliens* et les *Oiseaux* se *courbe* et se *contourne légèrement en spirale*. La *membrane basilaire* et la *papille acoustique basilaire* se différencient également de plus en plus. Elles s'allongent et en même temps se montre déjà l'ébauche très distincte de la rampe tympanique et de la rampe vestibulaire.

La *lagénule* n'est plus chez les *Crocodiles* et les *Oiseaux* qu'un appendice en forme d'ampoule du limaçon; néanmoins la papille basilaire n'acquiert pas encore la structure histologique de l'*organe de Corti* des Mammifères. La paroi supérieure et antérieure forme la *membrane de*

Reissner. Le saccule est beaucoup plus petit que chez les *Chéloniens* et les *Sauriens*, principalement chez les *Oiseaux*. La *macula neglecta* persiste chez ces derniers, mais elle est excessivement petite.

Les types les plus divers d'organes auditifs se rencontrent chez les *Sauriens;* quelques-uns, en ce qui concerne la membrane basilaire, sont à peine plus développés que chez les *Ophidiens* (*Phrynosoma*, *Pseudopus*, *Anguis*). L'*Iguana* présente un progrès sur le *Lacerta* et les autres Sauriens supérieurs ; la membrane basilaire est plus allongée et la lagénule avec sa papille passe davantage à l'arrière-plan. Chez l'*Acantias* et le *Platydactylus* ces rapports sont encore plus marqués, et enfin le *Plestiodon* et l'*Egernia*, par leur degré supérieur de développement, forment le passage aux *Crocodiles*. *Il existe ainsi une série évolutive continue.*

L'*Hatteria* présente dans la conformation de ses organes auditifs de nombreuses particularités ; il occupe par suite une position à part, et il en est de même du *Caméléon*.

En même temps que le *limaçon* devient de plus en plus distinct du *saccule*, celui-ci présente dans les différents types les variations de forme et de dimension les plus diverses. C'est ainsi que chez les *Oiseaux* il est en général très petit, et qu'il est très volumineux chez les *Sauriens* (*Lacerta*).

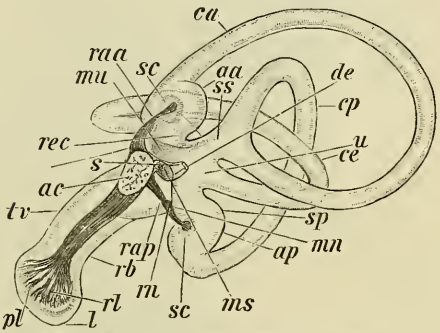


Fig. 202. — Labyrinthe membraneux du *Turdus musicus*, face interne (d'après G. Retzius).

u, utricule ; *ss*, sinus supérieur de l'utricule; *sp*, sinus postérieur de l'utricule; *rec*, recessus utriculi ; *aa*, ampoule antérieure; *ap*, ampoule postérieure; *ca*, canal demi-circulaire antérieur; *ce*, canal demi-circulaire postérieur; *s*, saccule; *de*, conduit endolymphatique; *l*, lagénule; *tv*, tegmentum vasculosum; *mu*, tache du recessus utriculi ; *ms*, tache du saccule ; *mn*, macula neglecta; *pl*, papille auditive de la lagénule ; *ac*, nerf auditif; *raa*, nerf de l'ampoule antérieure; *rap*, nerf de l'ampoule postérieure; *rn*, nerf de la macula neglecta; *rb*, nerf basilaire; *rl*, nerf de la lagénule.

L'orifice de communication entre l'*utricule* et le *saccule* persiste; mais il se réduit de plus en plus, et il en est de même de l'orifice de communication entre le *saccule* et le *limaçon*. Ce dernier orifice peut être transformé en canal (*canal de réunion*); c'est ce qui a lieu principalement chez les *Oiseaux*, qui sont unis aux *Sauriens* par l'intermédiaire des *Crocodiles*, mais qui néanmoins présentent dans la conformation de leurs organes auditifs un type uniforme, caractérisé par la disposition spéciale des canaux demi-circulaires antérieur et postérieur, dont la courbure est excessivement prononcée, et qui viennent déboucher en sens inverse dans le sinus supérieur de l'utricule (comp. les fig. 202 et 201).

Dans les types inférieurs (*Palmipèdes*) ces rapports sont bien moins prononcés que dans les types supérieurs, et il serait très intéressant de les comparer chez les *Pingouins* et les *Struthionides*, car on doit s'attendre à y trouver des points de rapprochement importants avec les *Reptiles*.

Mammifères.

Le rapprochement avec les *Reptiles*, ou mieux encore peut-être avec les *Postreptiles*, est établi par les *Monotrèmes*, dont l'organe de l'ouïe

ressemble sous bien des rapports à celui des *Crocodiles* et des *Oiseaux*. Cependant on ne sait encore rien de certain sur la phylogénie de l'organe de l'ouïe des Mammifères ; ce sujet exige encore des recherches étendues. *Le limaçon atteint ici son plus haut degré de développement; il est transformé en un long tube qui décrit chez l'Homme près de trois tours de spire et chez les Mammifères de un tour et demi (Cétacés) à quatre tours ou davantage* (1). *Cette torsion du limaçon ainsi que sa structure histologique sont par excellence les caractères distinctifs de l'organe de l'ouïe des Mammifères.*

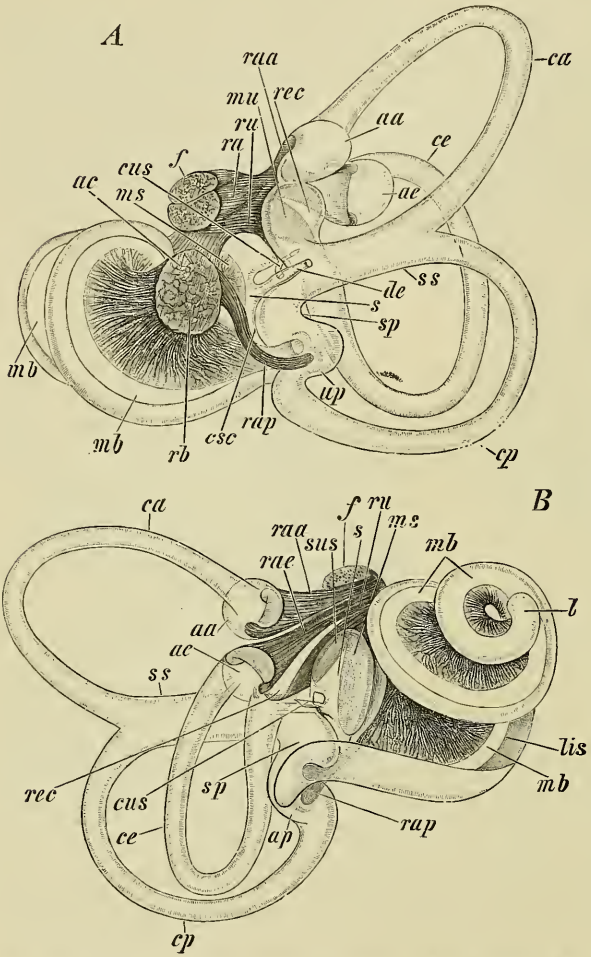


Fig. 203. — Labyrinthe membraneux du *Lapin*. A, face interne. B, face externe (d'après G. RETZIUS).

ss, sinus supérieur de l'utricule; *sp*, sinus postérieur de l'utricule; *rec*, recessus utriculi; *aa*, ampoule antérieure; *ae*, ampoule externe; *ap*, ampoule postérieure; *ca*, canal demi-circulaire antérieur; *ce*, canal demi-circulaire externe; *cp*, canal demi-circulaire postérieur; *s*, saccule; *sus*, sinus utriculaire du saccule; *de*, conduit endolymphatique; *cus*, canal utriculo-sacculaire; *csc*, canal de réunion de Hensen; *l*, lagénule; *mu*, tache du recessus utriculi; *ms*, tache du saccule; *ac*, nerf auditif; *ra*, branche antérieure du nerf auditif; *ru*, nerf du recessus utriculi; *raa*, nerf de l'ampoule antérieure; *rae*, nerf de l'ampoule externe; *rap*, nerf de l'ampoule postérieure; *rb*, nerf basilaire; *f*, nerf facial; *mb*, membrane basilaire; *lis*, ligament spiral.

Le nerf acoustique est situé dans l'axe de la spirale. Par suite des courbures très prononcées du limaçon, la *papille acoustique* ou, comme on l'appelle chez les Mammifères, l'ORGANE DE CORTI, est très allongé ; la partie de la paroi du limaçon membraneux sur lequel il repose porte le nom de *membrane basilaire*, la paroi opposée celui de *membrane de Reissner*.

L'orifice de communication entre la *por-*

(1) Le limaçon forme deux tours et demi de spire chez le *Lapin*, trois et demi chez le *Bœuf*, près de quatre chez le *Porc* et trois chez le *Chat*. Du reste la forme et la direction du limaçon varient beaucoup dans les différents types; il en est de même du saccule, ainsi que de toutes les parties de la portion supérieure du labyrinthe membraneux.

tion supérieure et la *portion inférieure* du labyrinthe membraneux, c'est-à-dire entre le *saccule* et l'*utricule*, disparaît complètement chez les *Mammifères;* ces deux portions ne communiquent plus qu'indirectement par l'intermédiaire du *conduit endolymphatique* divisé en deux branches avant de se réunir au labyrinthe membraneux.

L'*appareil qui transmet les ondes sonores* présente des modifications spéciales; la *membrane du tympan* dans la période post-embryonnaire est reléguée au fond du canal auditif externe. Tandis que chez les *Sauropsidés* la caisse du tympan ne renferme qu'une seule tige osseuse, la

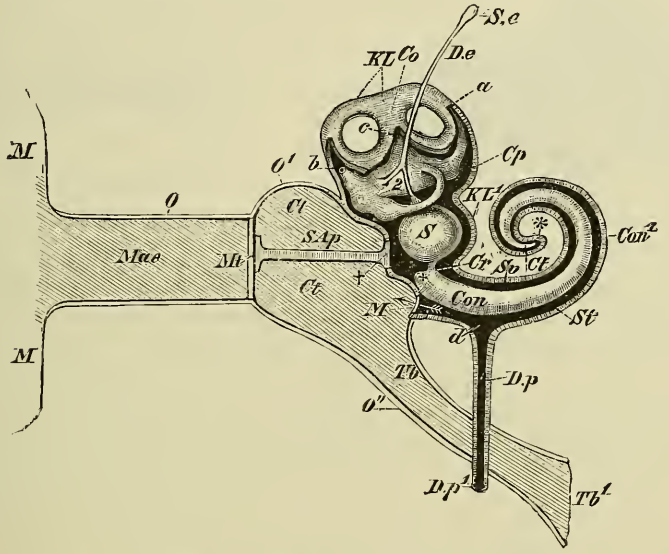


Fig. 204. — Schéma de l'ensemble de l'organe auditif de l'*Homme*.

Oreille externe. M, M, pavillon de l'oreille; *Mae*, conduit auditif externe; *O*, sa paroi; *Mt*, membrane du tympan.

Oreille moyenne. Ct, Ct, caisse du tympan; *O*¹, sa paroi; *SAp*, chaîne des osselets représentée par une simple tige; ┼, base de l'étrier qui ferme la fenêtre ovale; *M*, membrane du tympan secondaire qui ferme la fenêtre ronde; *Tb*, trompe d'Eustache; *Tb*¹, son embouchure dans le pharynx; O'', sa paroi.

Oreille interne, dont la plus grande partie du labyrinthe osseux (KL, KL') a été enlevée. S, saccule; *a, b*, les deux canaux demi-circulaires verticaux, dont l'un (*b*) est coupé; *c, Co*, commissure des canaux demi-circulaires du labyrinthe membraneux et du labyrinthe osseux; *S.e*, sac endolymphatique; *D.e*, conduit endolymphatique bifurqué en *2*; *Cp*, espace périlymphatique; *Cr*, canal de réunion; *Con*, cochlée ou limaçon membraneux, qui forme en ┼ le cul-de-sac du vestibule; *Con*¹, limaçon osseux; *Sv*, rampe vestibulaire, et *St*, rampe tympanique qui en * communiquent l'une avec l'autre au niveau de la cupula terminalis (*Ct*); *D.p*, conduit périlymphatique, qui se détache en *d* de la rampe tympanique et débouche en *D.p*¹. Le canal demi-circulaire horizontal n'est désigné par aucune lettre, mais il est facile à reconnaître.

columelle de l'oreille, il existe ici une *chaîne de trois ou quatre osselets* articulés entre eux, étendue entre la membrane du tympan et la fenêtre ovale; on donne à ces osselets les noms de *marteau*, *enclume*, *os lenticulaire* et *étrier*. (Pour leur développement, je renverrai au paragraphe relatif au crâne des Mammifères).

Labyrinthe osseux et limaçon des Mammifères.

Le labyrinthe membraneux n'est pas partout entouré de la même façon par les parties solides du squelette céphalique; néanmoins on

distingue, comme nous l'avons vu, dans toute la série des Vertébrés, un *labyrinthe membraneux* et un *labyrinthe osseux*, et on donne aux différentes parties de ce dernier les mêmes noms que ceux des parties membraneuses sous-jacentes. Chez les *Mammifères*, il existe une capsule labyrinthique osseuse qui est incomplètement divisée par une crête en deux portions renfermant l'une le *saccule*, l'autre l'*utricule*, avant

Fig. 205.

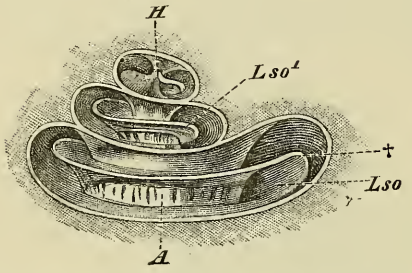


Fig. 206.

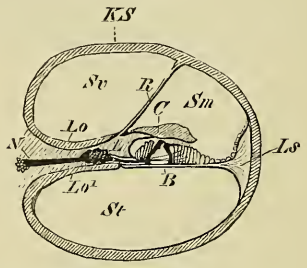


Fig. 205. — Limaçon osseux de l'*Homme*. *A*, axe; *Lso*, *Lso*¹, lame spirale osseuse, dont on voit en † le bord libre traversé par les fibres du nerf acoustique; *H*, bec de la lame spirale.

Fig. 206. — Coupe schématique du canal cochléen d'un *Mammifère*. *KS*, limaçon osseux; *Lo*, *Lo*¹, les deux lames de la lame spirale osseuse, entre lesquelles en *N* on voit le nerf auditif (avec le ganglion à gauche de *L*); *L*, crête spirale; *B*, membrane basilaire sur laquelle repose le neuro-épithélium; *R*, membrane de Reissner; *Sv*, rampe vestibulaire; *St*, rampe tympanique; *Sm*, rampe moyenne (limaçon membraneux); *C*, membrane de Corti; *Ls*, ligament spiral.

même que le reste du temporal ne soit ossifié. Au contraire, chez les *Téléostéens*, les *Chimères*, les *Ganoïdes* et les *Dipnoïques*, la capsule auditive est incomplète et n'est séparée en dedans de la cavité cranienne que par une cloison fibreuse. Elle est ainsi seulement contenue ici dans une *fosse cartilagineuse* ou *osseuse*, dont j'ai déjà indiqué la composition en partie très compliquée (*Téléostéens* et *Ganoïdes osseux*) en traitant de l'anatomie du crâne.

Je passe maintenant à la description du LIMAÇON DES MAMMIFÈRES, dont nous n'avons encore étudié que la partie membraneuse. La masse osseuse, qui enveloppe le labyrinthe membraneux, produit un *axe osseux*, où l'on distingue une partie inférieure (*modiolus*), une partie moyenne (*columella*) et une partie supérieure (*lamina modioli*). Autour de cet axe s'enroule une lamelle qui fait saillie dans le canal du limaçon, mais dont le bord externe reste libre et n'arrive pas jusqu'à la partie opposée (*lame spirale osseuse*). Elle est continuée par deux lamelles membraneuses qui s'écartent l'une de l'autre et qui constituent la *membrane basilaire* et la *membrane de Reissner*, c'est-à-dire deux des parois du limaçon membraneux. La troisième paroi de ce dernier est formée par une partie de la paroi latérale du limaçon osseux. Le limaçon membraneux est, de la sorte, à peu près triangulaire; il porte aussi le nom de *conduit cochléaire* ou de *rampe médiane*. On voit par là qu'il est loin de remplir tout le limaçon osseux, mais qu'il reste deux espaces, l'un

au-dessus, l'autre au-dessous de lui. Ces deux espaces, que nous avons déjà rencontrés dans l'organe auditif des Oiseaux, sont appelés RAMPE VESTIBULAIRE et RAMPE TYMPANIQUE (fig. 204-207).

Toutes deux font partie du *système périlymphatique ;* elles accompagnent la rampe médiane et communiquent l'une avec l'autre, au-dessus de l'extrémité en cul-de-sac de cette dernière, c'est-à-dire au niveau de la *cupule terminale.* La *rampe vestibulaire* est séparée de la caisse du tympan par la plaque basilaire de l'étrier enchâssée dans la fenêtre ovale; la *rampe tympanique* en est séparée par la membrane qui ferme la fenêtre ronde (*membrana tympani secundaria*).

Sur le plancher du limaçon osseux, non loin de la fenêtre ronde, est situé l'orifice d'un canal étroit, l'AQUEDUC DU LIMAÇON, qui fait communiquer le système périlymphatique avec le système lymphatique périphérique de la tête (1).

Le CONDUIT ENDOLYMPHATIQUE OU AQUEDUC DU VESTIBULE, dont il a déjà été question à plusieurs reprises, joue le même rôle pour l'*endolymphe* contenue dans le labyrinthe membraneux. C'est un organe très ancien, qui existe déjà chez les Poissons inférieurs (*Myxinoïdes*) et qui présente dans la série des Vertébrés de nombreuses modifications. Sous sa forme la plus simple, il est représenté par un canal qui prend naissance sur la paroi interne du saccule en rapport avec la cavité cranienne. Son extrémité supérieure traverse la cloison interne de la capsule auditive cartilagineuse ou osseuse, pénètre dans la cavité du crâne et se termine par un renflement (*sac endolymphatique*) dans la dure-mère. Il ne peut donc y avoir que des rapports endosmotiques entre l'espace endolymphatique et l'espace épicérébral.

Chez les *Sélaciens,* le conduit endolymphatique s'ouvre librement à la surface de la voûte du crâne dans la région occipitale et communique par conséquent avec le milieu ambiant, c'est-à-dire avec l'eau de mer. Chez beaucoup de *Reptiles*, son extrémité terminale est située immédiatement au-dessous de la paroi du crâne (suture pariéto-occipitale); chez les *Ascalabotes,* le conduit quitte la capsule cranienne, pénètre entre les muscles de la nuque, et, au niveau de la ceinture scapulaire, se dilate, forme un grand sac lobé, dont les prolongements arrivent jusque sur la face inférieure de la colonne vertébrale et jusque dans le tissu sous-muqueux du pharynx. Ce système de canaux peut même se ramifier jusque dans l'orbite; il est toujours rempli, comme d'ailleurs le conduit endolymphatique chez tous les Vertébrés (au moins pendant la période embryonnaire), par une bouillie blanchâtre composée de cristaux calcaires excessivement petits (Wiedersheim).

Chez les *Amphibiens* et chez certains *Téléostéens,* les deux conduits endolymphatiques peuvent se réunir en s'élargissant fortement, soit seulement sur la face dorsale, soit aussi sur la face inférieure du cerveau, de sorte que celui-ci est entouré par une véritable ceinture calcaire. Tel est, par exemple, le cas chez les *Anoures.*

Chez les *Oiseaux* et les *Mammifères,* jamais le conduit endolymphatique ne sort

(1) Le *conduit périlymphatique* commence à apparaître d'une façon certaine à partir des *Reptiles.* Il commence chez eux dans la cavité périlymphatique, sur la paroi externe du saccule; est situé ensuite dans une gouttière profonde de la face interne du limaçon, passe au-dessus de la membrane basilaire (rampe tympanique), sort par le trou grand rond et aboutit à l'espace lymphatique épicérébral.

de la cavité cranienne, et l'appareil tout entier présente la forme tubuleuse fondamentale que j'ai décrite au début.

Histologie du limaçon des Mammifères.

Les fibres du nerf acoustique, qui parcourent l'axe osseux du limaçon, s'infléchissent les unes après les autres en dehors pour pénétrer dans la *lame spirale osseuse*, la traversent dans toute sa largeur, en sortent par le bord libre et distribuent leurs fibrilles terminales sur la face interne de la *membrane basilaire* (fig. 207). Celles-ci aboutissent aux *cel-*

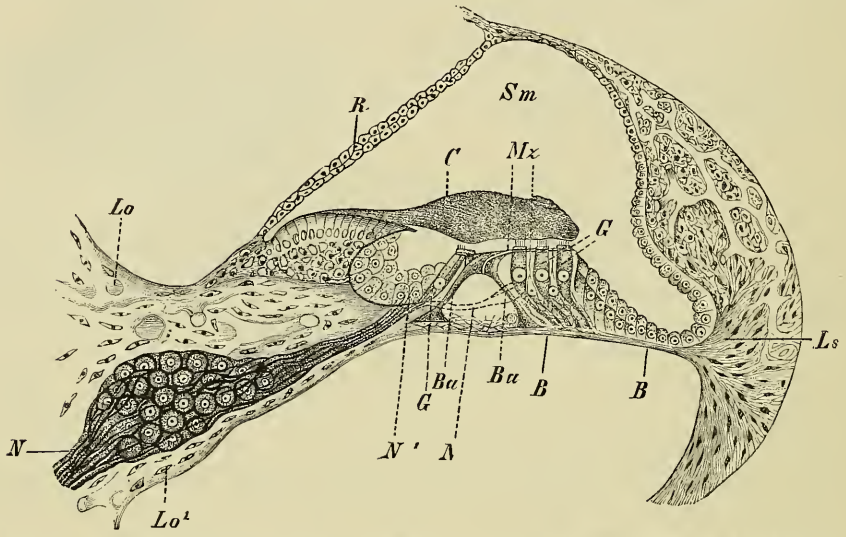


Fig. 207. — Organe de Corti (d'après Lavdowsky). *Lo, Lo¹*, les deux lames de la lame spirale osseuse; *N*, nerf auditif avec le ganglion; *N¹, N²*, fibrilles nerveuses terminales se rendant aux cellules auditives (*G, G*); *Ba, Ba*, piliers; *Mz*, membrane réticulée; *C*, membrane de Corti; *Ls*, ligament spiral qui se continue avec la membrane basilaire; *Sm*, rampe moyenne; *R*, membrane de Reissner; *B, B*, membrane basilaire.

lules sensorielles ou *cellules auditives* qui sont tendues comme sur un cadre entre les cellules de soutènement ou *piliers*. De la surface des piliers se détache en dehors une membrane rigide, réticulée (*membrane réticulaire*), dont les trous ou mailles sont traversés par les cils terminaux des cellules auditives (le nombre des cellules auditives externes peut être évalué à environ 12,000). Ils sont recouverts par une membrane épaisse, sans élasticité, qui semble jouer le rôle d'étouffoir, et qui s'insère sur la *lèvre vestibulaire* de la lame spirale osseuse, *membrane de Corti* ou *membrana tectoria*. La membrane basilaire se compose dans toute son étendue d'une série de fibrilles parallèles, claires, très élastiques, au nombre de 16,000 à 20,000 environ chez l'Homme. Elles entrent très facilement en vibration, et, comme leur longueur est différente dans les différentes régions du limaçon, on peut les considérer comme une sorte de clavier ou de harpe, c'est-à-dire comme un instrument à cordes, capable d'analyser les sons et dont les vibrations sont transmises

aux cellules auditives situées au-dessus et de là par les nerfs à l'encéphale.

L'*appareil circulatoire* du limaçon des Mammifères a été bien étudié par G. Schwalbe chez le *Cochon d'Inde*. La rampe tympanique ne renferme que des veines (*scala venarum*); la rampe vestibulaire que des artères (*scala arteriarum*). Par conséquent la rampe tympanique, qui n'est séparée de l'organe de Corti que par la mince membrane basilaire, est entièrement soustraite à l'influence des pulsations artérielles. Tous les vaisseaux artériels circulent donc dans la rampe vestibulaire, qui de son côté est encore séparée de l'organe de Corti par la membrane de Reissner et par tout le canal cochléen. Il en résulte que l'organe de Corti se trouve être protégé contre l'influence des bruits circulatoires, d'autant plus que le sang artériel traverse dans l'intérieur du limaçon un grand nombre de *glomérules*, ce qui diminue considérablement sa vitesse et sa tension.

On pourrait être tenté d'établir une comparaison avec les *glomérules de Malpighi* du rein, mais cette comparaison n'est pas possible, parce que dans ces derniers le calibre des vaisseaux est incomparablement plus petit (capillaires) et qu'il y existe des réseaux admirables bipolaires, ce qui n'est nullement le cas dans l'organe auditif des Mammifères, où les vaisseaux possèdent une *couche musculeuse* distincte, et où au lieu d'un seul vaisseau efférent il y en a cinq à six.

Il n'est pas douteux que les rapports soient les mêmes chez tous les Mammifères, y compris l'Homme.

Oreille externe.

L'oreille externe, c'est-à-dire le *conduit auditif externe* et le *pavillon de l'oreille*, se développe aux dépens de deux saillies, qui apparaissent sur le premier et le deuxième arc branchial et qui limitent le reste de la fente branchiale externe.

De bonne heure on y voit une *rangée de mamelons* plus ou moins distincts, qui sont situés dans le fœtus humain en partie sur la mâchoire inférieure, en partie sur le bourrelet de l'arc hyoïdien, en partie sur la pièce qui les réunit en arrière.

Ces mamelons se réunissent pour former un anneau épais et constituent plus tard les protubérances caractéristiques du pavillon de l'oreille, c'est-à-dire le *tragus*, l'*antitragus*, l'*hélix* et l'*anthélix*, etc. (W. His).

Le conduit auditif externe n'est bien développé que chez les *Mammifères;* cependant on peut déjà en voir les vestiges chez les *Reptiles* et les *Oiseaux*.

La première trace du pavillon de l'oreille se rencontre chez les *Crocodiles* sous forme d'un *repli cutané*. Chez les *Hiboux*, il existe une valvule membraneuse mobile. Les *Mammifères* seuls possèdent un véritable pavillon, qui du reste varie beaucoup et de forme et de dimension. De nombreux muscles s'insèrent sur le pavillon de l'oreille; parfois, par exemple chez les *Primates*, ils sont atrophiés et par conséquent appartiennent à la catégorie des organes rudimentaires (voy. les *muscles mimiques*). Il est intéressant de noter que la saillie pointue du bord supérieur du pavillon chez certains Singes s'observe parfois aussi chez l'Homme.

Le rôle physiologique du pavillon de l'oreille est, comme l'ont montré les expériences, tout à fait secondaire.

Bibliographie.

C. Hasse. Les nombreux mémoires de cet auteur sont insérés dans Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XVII et XVIII, et dans Anatomische Studien. Leipzig, 1870-1873.

V. Hensen. *Physiologie des Gehörs*, dans Handbuch der Physiologie von L. Hermann. Abth. Sinnesorgane. Leipzig, 1880.

Kuhn. Les mémoires de cet auteur sur l'oreille des Poissons, des Amphibiens et des Reptiles se trouvent dans Arch. f. mikr. Anat. T. XIV, XVII, XX.

W. Moldenhauer. *Die Entwicklung des mittleren und äusseren Ohres.* Morph. Jahrb. T. III. 1878.

G. Retzius. *Das Gehörorgan der Wirbelthiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien.* Stockholm, 1881. *II. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugethiere.* Stockholm, 1884.

R. Wiedersheim. *Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europæus, etc.* Morphol. Jahrb. T. I. 1876.

W. Salensky. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren.* Morphol. Jahrb. T. VI. 1880.

G. Schwalbe. *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane.* Erlangen, 1887.

Id. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Circulationsverhältnisse in der Gehörschnecke.* Festschrift zu Carl Ludwig's 70. Geburtstag. Leipzig, 1886.

D. Tataroff. *Ueber die Muskeln der Ohrmuschel und einige Besonderheiten des Ohrknorpels.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1887.

CHAPITRE SIXIÈME

ORGANES DIGESTIFS

Canal intestinal et ses annexes (1)

Le canal intestinal est un tube qui commence à la *bouche*, traverse la cavité générale du corps (*cœlome*) et se termine à l'*anus*. Ses parois sont formées essentiellement de trois tuniques, une tunique *interne*, la *muqueuse*, une tunique *moyenne*, la *sous-muqueuse*, et une tunique externe, la tunique *musculaire*. La première, le *feuillet intestino-glandulaire* de l'embryon, est d'origine *entodermique;* elle donne naissance à de nombreuses *formations glandulaires*, et est par conséquent douée des *propriétés de sécrétion et d'absorption*. La deuxième tunique, composée de *tissu adénoïde*, sert essentiellement de support aux *vaisseaux sanguins* et aux *appareils lymphoïdes;* la tunique externe enfin, le *feuillet fibro-intestinal*, se divise en général en deux couches musculaires lisses, l'une interne à fibres circulaires, l'autre externe à fibres longitudinales, qui président aux mouvements, aux contractions (péristaltiques) de la paroi intestinale et remplissent par suite un double rôle; en premier lieu elles mettent de tous côtés en contact intime la bouillie alimentaire avec la surface interne

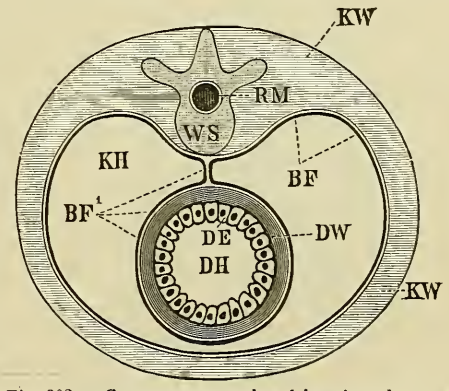


Fig. 208. — Coupe transversale schématique du corps d'un *Vertébré*. *KW*, paroi du corps; *DW*, paroi intestinale; *KH*, cavité viscérale; *DH*, cavité intestinale; *DE*, cellules de la muqueuse intestinale; *BF*, péritoine qui tapisse la paroi de la cavité viscérale, et qui, en *BF*¹, se continue sur l'intestin et le fixe à la paroi dorsale du corps; *WS*, colonne vertébrale; *RM*, moelle épinière.

(1) Pour le développement du *tube digestif*, du *canal neurentérique* et des *organes qui servent à la nutrition de l'embryon*, je renverrai à l'introduction ainsi qu'au chapitre qui traite des relations entre la mère et le fœtus.

épithéliale, c'est-à-dire avec la muqueuse, en second lieu elles expulsent du corps les substances impropres à la nutrition

Les *muscles striés*, innervés par les *nerfs craniens* ou *rachidiens*, ne se rencontrent que dans la partie antérieure et dans la partie postérieure du tube digestif.

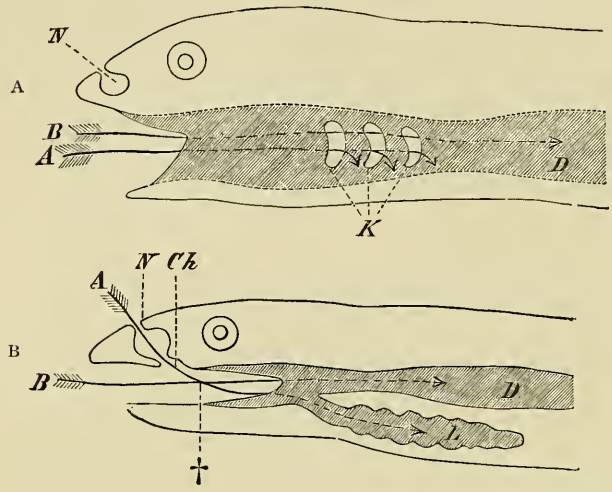


Fig. 209.— Schéma de l'intestin buccal des *Poissons* (A), des *Amphibiens*, *Reptiles* et *Oiseaux* (B) et des *Mammifères* (C).
N, orifice de la cavité nasale; *Ch*, arrière-narines; *D*, intestin; *K*, fentes branchiales; *L*, poumons; *T*, trachée; *O*, œsophage. La flèche désignée par la lettre *A* indique la voie aérienne; la flèche désignée par la lettre *B*, la voie digestive. † indique le point d'entrecroisement de ces deux voies.

A ces trois tuniques de la paroi intestinale s'ajoute encore une enveloppe extérieure accessoire, le PÉRITOINE. C'est une membrane séreuse, revêtue d'un épithélium à cellules plates, qui tapisse la cavité générale du corps tout entière, la transforme en un grand *espace lymphatique* et qui se réfléchit sur les viscères qu'elle renferme. On y distingue un *feuillet pariétal* et un *feuillet viscéral*. Ces deux feuillets sont réunis l'un avec l'autre par l'intermédiaire du MÉSENTÈRE composé également de deux feuillets, et qui non seulement sert d'appareil suspenseur pour les viscères, mais encore sert à leur amener les vaisseaux et les nerfs. Ces derniers appartiennent pour la plupart au système sympathique. Le mésentère représente donc un système de replis de la paroi interne du corps, dans lequel les viscères sont en quelque sorte invaginés.

La partie antérieure du tube intestinal primitif fonctionne à la fois comme CANAL ALIMENTAIRE et comme CAVITÉ RESPIRATOIRE par suite des dispositions suivantes. La muqueuse produit une série de *diverticules* placés les uns derrière les autres, à chacun desquels correspond un enfoncement de l'ectoderme, et qui finalement débouchent à l'extérieur. Entre les orifices ainsi formés sont situés les *arcs viscéraux*, que nous

avons étudiés à propos du squelette viscéral et dans l'intérieur desquels se développent des capillaires, de sorte que l'eau qui traverse ces orifices est soumise à un échange gazeux constant. En un mot il se développe des BRANCHIES.

Bien que ces dernières ne jouent un rôle physiologique que chez les *Poissons*, les *Dipnoïques* et les *Amphibiens qui vivent dans l'eau* (et toutes les larves des Amphibiens), cependant la portion spacieuse de la cavité de la bouche et du pharynx, située derrière les arrière-narines, représente encore chez les Vertébrés supérieurs, avant qu'il ne se développe un véritable palais (*Chéloniens*, *Crocodiles*), un passage commun pour l'air et les aliments (fig. 209).

L'apparition de la voûte palatine divise, comme on sait, la cavité buccale primitive en deux étages, l'un supérieur *respiratoire*, l'autre inférieur *digestif*, c'est-à-dire en *cavité nasale* et *cavité buccale secondaire* ou *définitive*. Mais cette séparation n'est nullement absolue, même chez les Vertébrés supérieurs comme les Mammifères (fig. 209 C), car cette deuxième partie de l'intestin antérieur, que l'on désigne sous le nom de *pharynx* et qui est séparée chez les Mammifères et les Crocodiles par un repli musculo-membraneux (*voile du palais*) de la cavité buccale, est dans une certaine étendue commune au conduit aérien et au conduit alimentaire. Ces deux conduits ne sont définitivement séparés qu'à partir de l'origine du larynx.

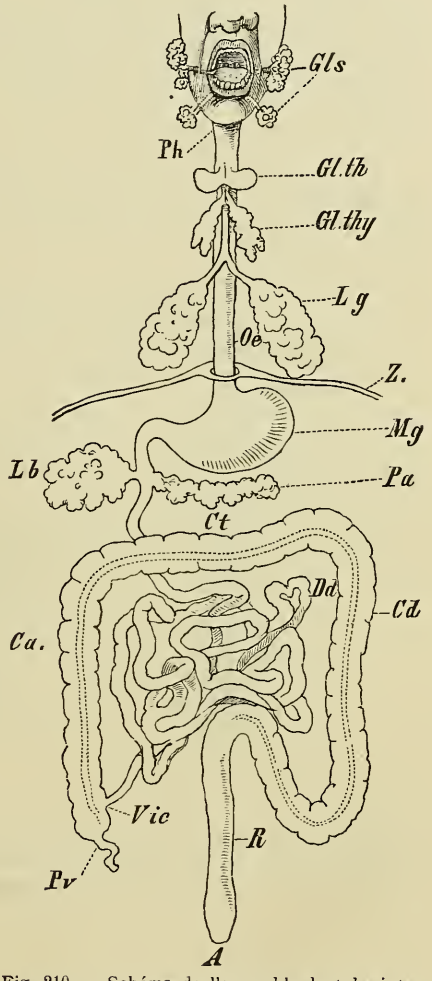


Fig. 210. — Schéma de l'ensemble du tube intestinal de l'*Homme*. *Gls*, glandes salivaires; *Ph*, pharynx; *Gl.th*, glande thyroïde; *Gl.thy*, thymus; *Lg*, poumons; *Oe*, œsophage; *Z*, diaphragme; *Mg*, estomac; *Lb*, foie; *Pa*, pancréas; *Dd*, duodénum (intestin moyen); *Vic*, valvule iléo-cœcale; *Pv*, appendice vermiculaire; *Ca*, côlon ascendant; *Ct*, côlon transverse; *Cd*, côlon descendant; *R*, rectum; *A*, anus.

Le canal intestinal de tous les Vertébrés se divise en trois portions principales, l'INTESTIN ANTÉRIEUR, l'INTESTIN MOYEN et l'INTESTIN POSTÉRIEUR. Le premier s'étend jusqu'à l'orifice des conduits excréteurs du foie et se subdivise en quatre parties, l'*intestin buccal* ou *céphalique* (cavité de la bouche), le *pharynx*, l'*œsophage* et l'*estomac* (qui n'existe pas toujours). L'*intestin moyen*, qui est toujours

plus étendu que les deux autres, à son origine a des rapports importants avec le *foie* et le *pancréas*. Il est désigné en anatomie humaine sous le nom d'*intestin grêle* ou sous celui de *jéjunum* et d'*iléon*. L'*intestin postérieur*, *gros intestin* ou *côlon* de l'anatomie humaine, peut se diviser en *gros intestin* proprement dit et en *intestin terminal* ou *anal* (*rectum*). Entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen, ainsi qu'entre ce dernier et l'intestin postérieur, il existe en général un épaississement de la couche musculaire, qui agit comme *sphincter* (*valvule pylorique* et *valvule iléo-cæcale* ou de *Bauhin*).

Tantôt le canal intestinal est droit, tantôt il décrit des courbes ou des circonvolutions plus ou moins prononcées. Dans ce dernier cas, il est beaucoup plus long et par suite il y a accroissement de la surface absorbante et digestive.

Cette surface est encore augmentée par suite de la présence fréquente de saillies de la muqueuse (*plis*, *villosités*, *papilles*).

La figure 210 représente la disposition générale du canal intestinal et de ses annexes chez l'Homme. Toutes ces annexes dérivent de la *muqueuse;* elles ont par conséquent une *origine épithéliale*; elles restent pendant toute la vie des *organes glandulaires* ou tout au moins constitués suivant le type des *glandes*. Les éléments du mésoderme ne s'y ajoutent que secondairement.

Les organes appendiculaires de l'intestin sont, à partir de la bouche :

1° Les GLANDES SALIVAIRES (fig. 210, *Gls*);
2° Les GLANDES MUQUEUSES;
3° La GLANDE THYROÏDE (*Gl. th*);
4° Le THYMUS *Gl. thy*);
5° Les POUMONS (*vessie natatoire*) (*Lg*);
6° Le FOIE (*Lb*);
7° Le PANCRÉAS (*Pa*).

Enfin il faut ajouter encore les GLANDES DE L'ESTOMAC et les GLANDES DE L'INTESTIN (*glandes à pepsine*, *glandes de Lieberkühn*, etc.).

1. Intestin buccal.

A part l'*Amphioxus* et les *Cyclostomes*, dont la bouche est entourée chez le premier par des cirres, chez les autres par un anneau cartilagineux, c'est-à-dire est disposée pour sucer, tous les autres Vertébrés possèdent des MACHOIRES.

De véritables LÈVRES (c'est-à-dire pourvues de muscles) ne se rencontrent que chez les *Mammifères;* l'espace situé entre elles et le bord des mâchoires porte le nom de *vestibule de la bouche*. Il peut prendre un grand développement latéral et constituer des *abajoues* qui servent à certains animaux (beaucoup de Singes et de Rongeurs) à emmagasiner les aliments.

Les *lèvres charnues* aidées des joues et de la langue musculaire et mobile permettent aux *Mammifères* de *sucer;* elles concourent également chez l'Homme à la production du langage articulé. Les *Cétacés* et les *Monotrèmes* sont les seuls Mammifères qui soient entièrement dépourvus de formations labiales; chez ces derniers, le bord des mâchoires est même recouvert, comme chez les *Oiseaux* et les *Chéloniens*, d'un *étui corné* (voyez plus loin).

Les ORGANES DE LA CAVITÉ BUCCALE se divisent en trois grands groupes : les DENTS, les GLANDES et la LANGUE.

Dents.

Le *feuillet externe* et le *feuillet moyen* prennent part à la formation

Fig. 211.

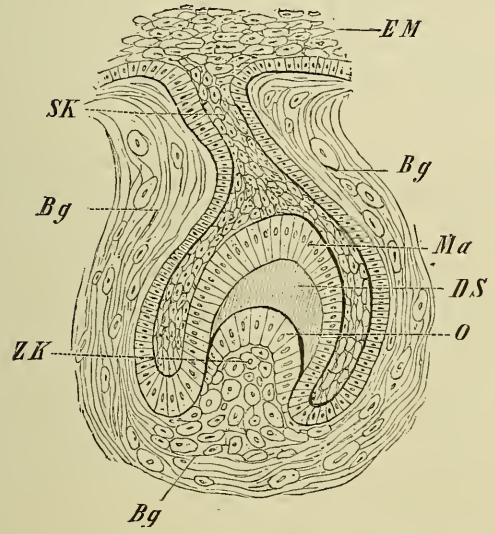


Fig. 212.

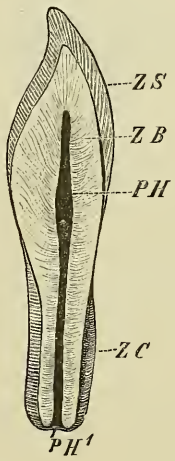


Fig. 211. — Développement d'une dent.
ME, épithélium de la bouche; *SK*, germe de l'émail; *Ma*, membrane de l'émail; *O*, odontoblastes, *DS*, couche de dentine; *Bg*, *Bg*, tissu conjonctif qui forme le sac dentaire.

Fig. 212. — Coupe longitudinale demi-schématique d'une dent.
ZS, émail; *ZB*, dentine ou ivoire; *ZC*, cément; *PH'*, orifice de la cavité dentaire qui renferme la pulpe (*PH*).

des dents. L'épithélium de la bouche prolifère dans la profondeur, y forme le *germe de l'émail* et vient coiffer des saillies en forme de mamelon du tissu conjonctif sous-muqueux, que l'on désigne sous le nom de *germes dentaires* ou de *papilles dentaires*. Les éléments de ces deux sortes de tissus arrivent bientôt en contact intime et, à la suite d'un processus de différenciation très compliqué, donnent naissance aux différentes couches de la dent (fig. 211). Celles-ci, énumérées de la partie libre saillante de la dent (*couronne*) à la partie profonde (*racine*), sont : l'*émail*, la *dentine* ou ivoire, traversée par un système de canaux très fins, et le *cément* (fig. 212).

La racine, enfoncée dans la gencive, présente à son extrémité inférieure un petit orifice, qui conduit dans la *cavité dentaire* renfermant la *pulpe dentaire* (fig. 212), ainsi que des vaisseaux et des nerfs.

Le REMPLACEMENT DES DENTS a lieu chez tous les Vertébrés, sauf les Mammifères, pendant toute la vie; chez ces derniers elle ne se produit dans la règle qu'une seule fois, c'est-à-dire que dans la première dentition les dents de *lait* ne sont remplacées qu'une seule fois par des dents plus fortes et en même temps plus développées (*deuxième dentition*). Et comme chez certains Mammifères (*Cétacés cétodontes* et *Édentés*) les dents ne sont jamais remplacées, on donne à ces derniers le nom de MONOPHYODONTES par opposition aux autres Mammifères qui sont DIPHYODONTES (1).

Lorsque toutes les dents sont semblables, comme chez les *Cétodontes*, on dit que la dentition est HOMODONTE; dans le cas contraire elle est HÉTÉRODONTE, et on distingue alors les dents en dents INCISIVES, CANINES et MOLAIRES; cette disposition, comme le montre l'étude de la dentition de lait (souvent homodonte), n'est acquise que secondairement.

Chez les *Pinnipèdes* et certaines *Chauves-souris*, le remplacement des dents a lieu de très bonne heure, c'est-à-dire *avant* la naissance chez la plupart. Les dents de lait ne peuvent donc pas fonctionner. On en conclut que ces animaux sont en voie de perdre dans un avenir plus ou moins éloigné toute trace de la dentition de lait.

Chez les *Rongeurs*, la dentition de lait présente toutes les variations possibles; les dents de lait peuvent être en nombre égal aux incisives et aux prémolaires permanentes, ou bien, comme chez le Lapin, il n'y a plus du tout de dentition de lait. Il en est de même chez les *Insectivores;* le Hérisson possède toute la série des dents de lait; les Musaraignes n'en présentent pas une seule. Chez les *Marsupiaux* et le *Cochon d'Inde,* une *seule paire* de dents (molaires) est remplacée à chaque mâchoire.

Le remplacement des dents est toujours accompagné d'un processus de résorption, qui tantôt ne se produit que dans le *socle* (*Poissons*, *Amphibiens*, la plupart des *Reptiles*) ou dans la racine, tantôt (tous les *Mammifères*) s'étend aux parois osseuses qui séparent les alvéoles des dents permanentes de celles des dents de lait. La dent permanente se développe au-dessous de la dent de lait, et en même temps que la racine de celle-ci se résorbe complètement, elle la soulève de plus en plus jusqu'à ce que la dent de lait tombe pour lui faire place.

Poissons et Amphibiens.

Les *petites dents cutanées*, dont il a été question à propos du squelette, et les *dents de la cavité buccale* sont des formations homologues, puisqu'elles ont la *même origine*. Chez les *Téléostéens*, tous les os de la cavité buccale peuvent porter des dents; il en est de même de l'*hyoïde* et des *arcs branchiaux* (*os pharyngiens*). Ici, de même que sur le *parasphénoïde*, elles sont disposées en *carde* ou en *brosse;* la même dispo-

(1) Chez les embryons de *Baleines* on observe dans la mâchoire supérieure et dans la mâchoire inférieure l'ébauche d'environ 100 dents; mais elles s'atrophient bientôt et sont remplacées par les *fanons* produits par la prolifération de l'épithélium de la mâchoire supérieure. Les fanons sont formés par des lamelles cornées parallèles. Dans leur base pénètrent de longs prolongements vasculaires de la muqueuse qui représentent ainsi leur matrice.

sition s'observe encore chez certains *Urodèles* (fig. 213). Mais en général chez les *Amphibiens* le nombre de dents est beaucoup plus réduit que chez les Poissons, et en même temps elles sont tout à fait uniformes.

Les dents chez les *Poissons* peuvent être cylindriques, coniques ou courbées en crochet, ou bien elles peuvent revêtir la forme des dents des Mammifères comme les dents incisives des *Scarus* et des *Sargus;* dans d'autres espèces elles sont serrées les unes contre les autres et forment une sorte de pavé ; elles sont arrondies et destinées à broyer les aliments. Enfin il en est qui ressemblent à des poils rigides, à des soies (*Chætodon*) ou qui ont la forme de sabre (*Chauliodus*).

Chez les Ganoïdes cartilagineux à l'état adulte, les *Scaphirhynchus* et *Polyodon* possèdent seuls des dents. Chez l'*Acipenser ruthenus*, elles n'existent que pendant la période embryonnaire ; c'est là par conséquent une disposition primitive (Zograff). Chez les *Cyclostomes*, les *Lophobranches* et le genre de Salmonides *Coregonus*, les dents font complètement défaut ou ne sont composées que de substance cornée (*Cyclostomes*) (1).

Les *Sélaciens* possèdent une dentition redoutable. Les dents sont disposées chez eux sur plusieurs rangées parallèles autour de la fente buccale.

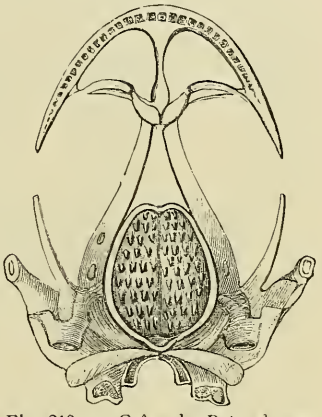


Fig. 213. — Crâne de *Batrachoseps attenuatus*, vu par la face inférieure, avec les dents du parasphénoïde.

Les dents des *Amphibiens* sont élargies à leur base et reposent sur un socle. Elles se rétrécissent à leur extrémité supérieure, offrent une légère courbure et tantôt présentent deux pointes (*Salamandrines*, *Anoures*), tantôt une seule (*Axolotl*, *Ichthyoïdes*, *Dérotrèmes*, *Gymnophiones*), ce qui est la disposition primitive.

Elles sont profondément enfoncées dans la muqueuse et sont réparties en général sur le *maxillaire supérieur*, l'*intermaxillaire*, le *maxillaire inférieur*, le *vomer* et le *palatin;* le *parasphénoïde* en porte rarement et l'*operculaire* de la mâchoire inférieure n'en présente que chez les *larves de Salamandres* et le *Protée*. Les formes larvaires des Anoures sont armées de *mâchoires* et de *dents cornées ;* les mêmes formations se rencontrent aussi chez la *Sirène lacertine*.

Les dents des Amphibiens fossiles sont plus grandes et offrent une structure plus compliquée. Chez certains d'entre eux la dentine dessine des rubans onduleux (*Labyrinthodontes*).

Reptiles.

Les dents des Reptiles sont plus fortes et parfois aussi plus différenciées. Ces caractères sont en rapport avec le squelette céphalique plus

(1) Chez les *Cyclostomes* et particulièrement chez les *Myxine* et *Bdellostoma* on distingue dans chaque dent une couche externe cornée qui repose sur un épithélium stratifié. La couche interne de cet épithélium est composé de cellules coniques, dont le sommet présente un *revêtement* anhyste de *dentine* ou *d'émail*. Le centre de la dent est occupé par une pulpe vasculaire. On ne peut s'empêcher de penser que la dentition des *Myxine* n'ait atteint jadis un plus haut degré de développement analogue à celui des *Gnathostomes*, et qu'elle s'est atrophiée dans le cours des temps (J. Beard).

résistant et plus rigide de ces animaux. Elles sont situées soit dans une gouttière ouverte, en dedans du maxillaire inférieur, et soudées au bord

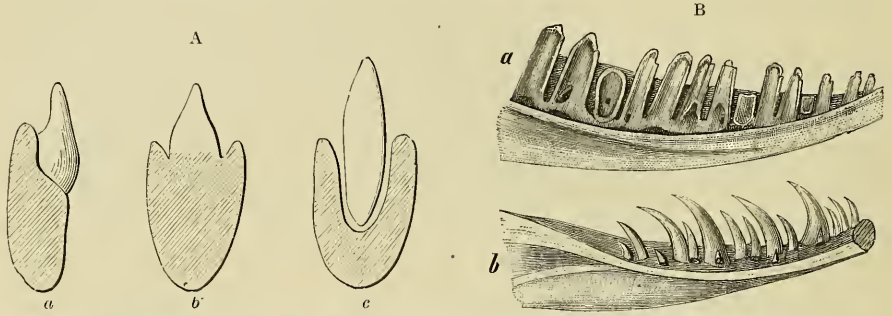


Fig. 214. — A. Schéma des dents des *Sauriens pleurodontes* (*a*), *acrodontes* (*b*) et *thécodontes* (*c*). B. Maxillaire inférieur de *Lacerta vivipara* (*a*) et d'*Anguis fragilis* (*b*), d'après LEYDIG.

interne de celle-ci par la partie externe de leur base (*Sauriens pleurodontes*, *Lacertiliens*, *Scinques*, *Amphibiens*, etc.), ou sur le bord libre de la mâchoire (*Sauriens acrodontes*), ou enfin elles sont implantées dans des alvéoles, comme chez les Crocodiles et de nombreuses formes fossiles (*Reptiles thécodontes*) (fig. 214 A). Outre le maxillaire inférieur, les os du palais portent également des dents. Toutes les dents ont une seule pointe, sauf celles des *Lacertiliens* qui en ont deux (1).

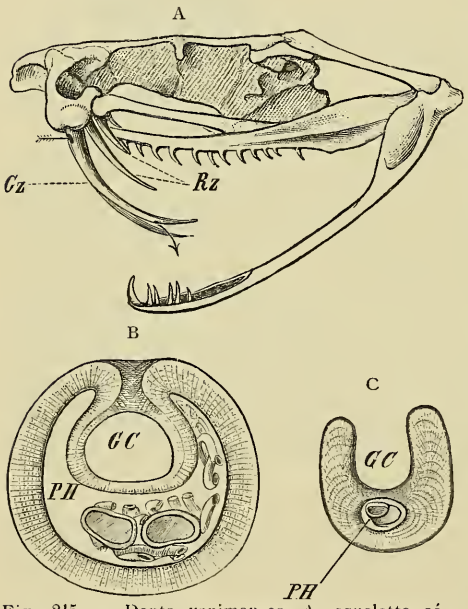


Fig. 215. — Dents venimeuses. A, squelette céphalique du *Serpent à sonnettes*. B et C, coupes transversales à travers le milieu et à travers l'extrémité antérieure de la dent venimeuse de la *Vipera ammodytes*. (B et C, d'après LEYDIG).
Gz, dent venimeuse; *Rz*, dents de remplacement; *GC*, canal du venin; *PH*, cavité dentaire.

Ceci ne s'applique pas d'ailleurs également à la dentition de tous les Reptiles, car chez plusieurs, par exemple l'*Hatteria*, l'*Uromastix spinipes*, les *Agames* et de nombreuses espèces fossiles, particulièrement celles du trias du Sud de l'Afrique, on observe déjà la formation d'une dentition hétérodonte, c'est-à-dire des dents *incisives*, *carnassières* et *molaires*.

La dentition des *Serpents venimeux* mérite une attention particulière; chez eux un nombre variable de dents de la mâchoire supé-

(1) Les embryons des *Sauriens*, des *Orvets* et des *Couleuvres* présentent une dent particulière. Elle est plus volumineuse que ses voisines, est située au milieu de l'intermaxillaire et fait saillie horizontalement en avant de la pointe du museau; elle sert au jeune animal à percer la coquille. Un organe *analogue* se développe chez le *Rana opisthodon*.

rieure se transforment en *dents venimeuses*. Par exemple, dans la petite Vipère de nos pays (*Vipera berus* et *prester*), il existe de chaque côté *neuf* dents venimeuses disposées en rangées transversales; les plus fortes sont situées en dehors, les plus faibles (les dents de remplacement) en dessous (fig. 215 A).

Une seule de ces dents est solidement fixée à l'os de la mâchoire; elle présente, outre la cavité dentaire proprement dite, un *canal venimeux* entouré en demi-cercle par cette dernière (fig. 215 B et C, *GC*), canal qui communique à sa base avec le conduit de la glande venimeuse et qui débouche à une petite distance de la pointe de la dent (voy. la flèche dans la figure 215 A).

Les dents des *Oiseaux fossiles* de l'Amérique (*Odontornithes*) étaient implantées soit dans de véritables alvéoles (*Ichthyornis*), soit seulement dans des sillons (*Hesperornis*), comme chez l'*Ichthyosaurus*. L'intermaxillaire était dépourvu de dents et paraît avoir été recouvert d'un bec corné. Tous les Oiseaux actuels ainsi que la plupart (tous?) des Oiseaux du *tertiaire* et du *diluvium* sont dépourvus de dents.

Mammifères.

C'est dans ce groupe que la différenciation des dents est poussée le plus loin par suite de l'adaptation au genre d'existence de ces animaux (mode d'alimentation, préhension et trituration des aliments).

Les différentes formes de dents doivent donc être considérées comme les modifications d'une dentition simple *homodonte*, qui doit avoir été composée primitivement de grosses dents, coniques, toutes semblables. (Voyez sur ce sujet l'important travail de Cope, cité dans la *Bibliographie*.)

En général les dents des Mammifères se divisent en *incisives*, *canines* (*carnassières*), *prémolaires* et *molaires*. Toutes sont implantées dans des *alvéoles* bien développées. La *canine* ne doit être considérée que comme une prémolaire différenciée, qui se développe particulièrement chez les *Carnivores;* c'est la première dent en avant de la mâchoire; elle fait suite à la plus externe (postérieure) des *incisives*, qui sont situées en haut sur l'*intermaxillaire*, en bas sur le maxillaire inférieur à gauche et à droite de la symphyse mandibulaire. Aux canines font suite en arrière les *prémolaires*, et à celles-ci les *molaires* qui sont placées le plus en arrière sur le maxillaire (fig. 216).

Les incisives ont une couronne en forme de lame de ciseau; les canines, lorsqu'elles sont très développées, sont coniques, pointues et plus ou moins recourbées; les *prémolaires* et les *molaires*, à part celles des *Carnivores* qui ont une couronne tranchante et qui, par conséquent, en se rapprochant ne broient pas les aliments, mais les déchirent comme feraient des ciseaux, ont une couronne forte et large, à surface plus ou moins aplatie ou plus ou moins tuberculeuse. C'est ainsi que chez l'Homme et chez beaucoup d'animaux elles présentent quatre tubercules aux quatre angles de la couronne.

Fréquemment, par exemple chez les *Insectivores*, ces tubercules, dont

le nombre peut être réduit par la coalescence de quelques-uns d'entre eux ou au contraire peut être plus considérable, sont réunis par des crêtes disposées de différentes façons, de sorte qu'il en résulte un relief des plus variables.

Les modifications de la dentition dans les différents groupes, qui sont de la plus haute importance pour la classification et qui souvent sont différentes dans les deux

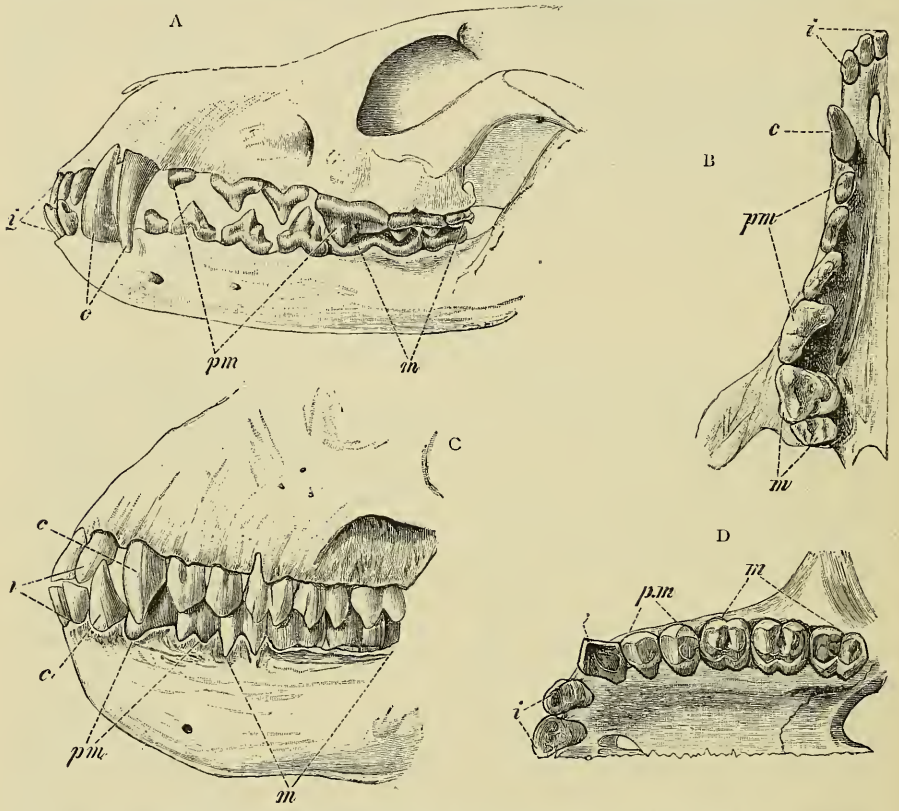


Fig. 216. — A, dentition du *Chien*. B, dents de la mâchoire supérieure du même animal. C, dentition du *Nasalis larvata*. D, dents de la mâchoire supérieure du même animal.
i, incisives; *c*, canines; *pm*, prémolaires; *m*, molaires.

sexes, sont si nombreuses qu'il n'est pas possible de les décrire ici, et que nous devrons nous borner à quelques considérations générales.

Le type fondamental que présentent les dents dans leur disposition est l'alternance des dents supérieures et des dents inférieures; par conséquent les dents d'une mâchoire ne correspondent pas aux dents de la mâchoire opposée, mais aux intervalles de celles-ci. On peut conclure de la présence fréquente de dents rudimentaires qu'en général dans le cours de l'évolution phylogénique le nombre des dents a diminué. *L'augmentation de leur nombre doit être au contraire toujours regardé comme un phénomène d'atavisme. La réduction intéresse toujours en premier lieu la dernière dent de chaque groupe fonctionnel différent dans la rangée supérieure et dans la rangée inférieure.* C'est ainsi que dans le groupe des incisives par exemple, c'est l'antérieure située près de la ligne médiane ou la postérieure confinant

aux canines qui peuvent être en voie de disparition, et il en est de même de la prémolaire ou de la molaire antérieure et postérieure.

Un haut intérêt s'attache à la découverte faite par E. Poulton de la présence de l'ébauche de dents typiques de Mammifères chez de jeunes individus de l'*Ornithorhynchus paradoxus* (longs de 8,3 centimètres). De chaque côté de la mâchoire supérieure (et probablement aussi de chaque côté de la mâchoire inférieure) sont situées trois dents ; l'antérieure se distingue des deux autres par sa grosseur et aussi par sa forme. Elle est pointue, cylindrique, tandis que les autres sont tuberculeuses (1).

Les nombreux *Mammifères du jurassique de l'Amérique* paraissent, suivant Marsh, à en juger d'après leur dentition, être plus proches parents des *Insectivores* actuels que des Marsupiaux; cependant d'autres formes également du jurassique se rapprochent davantage de ces derniers. On n'a jusqu'ici trouvé que peu de traces de Mammifères dans le *trias;* mais on peut cependant affirmer avec certitude qu'ils étaient *très* différents de ceux du jurassique. Au-dessous du trias, on n'a encore rencontré aucun reste de Mammifère; la période crétacée présente aussi une lacune qui n'a pas été comblée jusqu'ici.

Pour en revenir aux Mammifères jurassiques, *tes formes placentaires et les formes implacentaires paraissent ainsi avoir été déjà séparées à des époques géologiques très reculées, et il en résulte que la forme ancestrale primitive, d'où ces deux groupes dérivent, doit être recherchée dans la période paléozoïque.*

Après cet aperçu sur la variété extraordinaire des dents, il est à propos de se demander quelle est la cause de cette diversité de formes, quel est le *principe formateur de la dentition.* A mon avis, la réponse ne peut être douteuse. On doit d'abord partir de ce fait que le mode primitif de mouvement des mâchoires, tel qu'on l'observe chez les *Poissons*, les *Amphibiens*, les *Reptiles*, et aussi encore chez de *nombreux Mammifères*, est simplement celui d'une charnière, ce qui exige, par conséquent, une dentition (homodonte) composée de dents toutes semblables, de forme conique. Les *mouvements de mastication* des mâchoires purent seulement être possibles lorsque les *muscles ptérygoïdiens* vinrent à se différencier et que le genre d'alimentation changea, et ces mouvements entraînèrent non seulement la formation d'une *dentition hétérodonte*, mais encore la transformation du mode d'articulation de la mâchoire. Si, en outre, comme dans la série des *Artiodactyles*, il se développe une longue *langue préhensile* ou des *lèvres préhensiles* très mobiles, qui permettent à l'animal de saisir et d'arracher sa nourriture, on s'expliquera la disparition des incisives et on comprendra comment celles-ci, dans d'autres cas, chez les animaux *pourvus d'une trompe*, remplissent une fonction toute différente.

Glandes de la bouche.

De même que les glandes de l'œil et les glandes de la peau, les glandes de la bouche ne se montrent que chez les *animaux qui vivent sur la*

(1) On trouve encore sur la mâchoire supérieure la trace d'une quatrième dent, et il en est probablement de même aussi à la mâchoire inférieure. La structure histologique de ces dents est semblable à celle des dents des autres Mammifères.

Les *plaques cornées* de la bouche de l'Ornithorhynque sont de nature *purement épithéliale;* à leur place devaient également exister jadis des dents, qui ont été graduellement recouvertes par la masse cornée, ce qui a causé leur disparition.

terre, c'est-à-dire à partir des *Amphibiens* (1). Elles ont pour fonction d'humecter avec leur sécrétion les muqueuses qui sont en contact avec l'air extérieur, et de les protéger contre le dessèchement. Composées au début d'organes presque indifférents qui ne produisent qu'une masse muqueuse, elles se différencient plus tard en appareils dont la sécrétion sert à la *digestion* ou peut devenir, comme chez les *Serpents* et les *Sauriens venimeux*, une arme redoutable.

Leur différenciation physiologique est accompagnée de modifications morphologiques correspondantes dans leur nombre et leur groupement. En même temps leur structure histologique varie au point que les trois formes de glandes qu'on distingue en Anatomie générale, les glandes *tubuleuses simples*, les glandes *tubuleuses composées* et les glandes *acineuses*, s'y trouvent représentées.

Les deux premières formes dominent chez les Vertébrés inférieurs et sont, en général, disposées par groupes; chez les Vertébrés supérieurs, c'est la troisième, d'ailleurs ontogéniquement plus élevée.

Amphibiens.

A part les *Ichthyoïdes*, les *Dérotrèmes* et les *Gymnophiones*, il se développe chez *tous les Amphibiens* sur la partie antérieure de la voûte de la bouche une glande tubuleuse, dont la plus grande partie chez les *Urodèles* est logée dans une cavité de la cloison des fosses nasales ou dans le prémaxillaire (GLANDE INTERMAXILLAIRE OU INTERNASALE). Chez les *Anoures* elle est plus volumineuse et située plus en avant; chez les uns comme chez les autres, les conduits excréteurs débouchent dans la région antérieure de la tête, sur le palais. Il existe encore dans la région des arrière-narines chez les Anoures une deuxième glande, dont la sécrétion se déverse en partie dans les arrière-narines, en partie dans le pharynx (*glande pharyngienne*).

La *langue* des Amphibiens renferme aussi de nombreux tubes glandulaires.

Reptiles.

On observe ici un progrès sur les Amphibiens, qui consiste en ce que les glandes sont déjà divisées en groupes. C'est ainsi qu'on distingue non seulement une *glande palatine*, homologue de la glande intermaxillaire, mais aussi des GLANDES LINGUALES, SUBLINGUALES, ainsi que des GLANDES LABIALES SUPÉRIEURES et INFÉRIEURES. Les *Chaméléonides* et les *Ophidiens* se font particulièrement remarquer par le grand nombre de glandes qu'ils possèdent. La spécialisation des différents groupes glandulaires est plus avancée chez ces derniers. Une partie de la *glande labiale supérieure* se transforme chez les Serpents venimeux en *glande venimeuse*. Elle est

(1) On en trouve déjà les vestiges chez les *Dipnoïques*, par exemple chez le *Protopterus* (W. N. Parker).

contenue dans une gaine fibreuse, résistante et entourée presque de tous les côtés par des muscles puissants, dont la contraction chasse avec force la sécrétion dans le conduit venimeux (fig. 217, *Gc*) et de là dans le canal de la dent venimeuse (†).

La *glande sublinguale* d'un Saurien du Mexique, l'*Heloderma horridum*, est également venimeuse. Elle déverse son produit de sécrétion par quatre conduits excréteurs qui traversent le maxillaire inférieur en avant des dents cannelées.

Chez les *Tortues marines* et les *Crocodiles* il n'existe pas de gros organes glandulaires, c'est-à-dire que les glandes ne sont pas réunies ici par groupes.

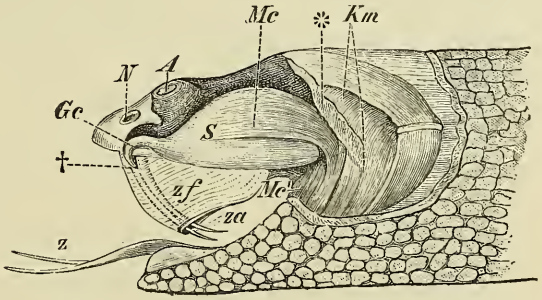


Fig. 217. — Appareil venimeux du *Serpent à sonnettes*.
S, sac venimeux fibreux; *Mc*, muscle constricteur du sac; *Mc*¹, prolongement de ce muscle dans la mâchoire inférieure; *Gc*, canal excréteur du sac venimeux qui en † pénètre dans la dent venimeuse, contenue dans une grande poche de la muqueuse (*zf*); *Km*, muscles masticateurs mis à nu et en partie coupés (en *); *N*, narine; *A*, œil luxé en avant et en haut; *z*, langue; *za*, orifice du canal venimeux.

Oiseaux.

Chez ces animaux, et en particulier chez les *Grimpeurs*, il existe des *glandes linguales* bien développées, qui débouchent sur le plancher de la cavité buccale. Il ne peut y avoir aucun doute qu'elles ne soient homologues de celles des *Sauriens*, et probablement la glande qui s'ouvre à l'angle de la bouche correspond à la glande postérieure de la lèvre supérieure ou à la glande venimeuse des Ophidiens. Les glandes palatines des Oiseaux ont également leurs homologues chez les Reptiles. Il n'y a aucune trace de *glandes labiales*.

Mammifères.

Chez les Mammifères on distingue d'après leur position trois glandes : 1° la *parotide;* 2° la *glande sous-maxillaire;* et 3° la *glande sublinguale*. Chacune débouche par un conduit excréteur particulier dans la cavité buccale (conduits de *Sténon*, de *Wharton* et de *Bartholin*).

La première correspond à la glande de l'angle de la bouche des Oiseaux et, par conséquent, aussi à la partie postérieure de la glande labiale supérieure (glande venimeuse) des Serpents. Et comme cette glande est une différenciation des *glandes labiales*, on doit supposer que la *parotide* a la même origine, ce que confirme effectivement l'embryologie.

Les deux autres glandes sont homologues des glandes sublinguales des Vertébrés inférieurs, sans qu'il soit besoin de le démontrer, et il en est de même des nombreuses glandes muqueuses qui débouchent dans la cavité buccale de chaque côté de la langue.

Chez l'*Échidné*, les parotides ne sont pas situées, comme d'ordinaire, en avant du

conduit auditif externe, mais beaucoup plus en arrière, dans la région cervicale moyenne, immédiatement au-dessous de la peau. Leur canal excréteur très long croise le conduit auditif externe et vient déboucher dans la bouche au niveau du bord antérieur du masséter. Il existe de chaque côté chez cet animal deux *glandes sous-maxillaires*, dont l'une est excessivement volumineuse. Les glandes salivaires sont également très développées chez les *Édentés*. Elles font complètement défaut aux *Cétacés*.

Langue.

En dedans des arcs branchiaux, il se développe dans la cavité buccale un autre organe important, la LANGUE.

Poissons.

La langue a encore généralement chez les Poissons un *caractère rudimentaire*, car, à part les *Cyclostomes*, où elle joue un rôle important dans la succion, elle n'est représentée que par un épaississement plus ou moins prononcé de la muqueuse qui recouvre les copules du squelette viscéral, c'est-à-dire de l'*os hyoïde*. Par conséquent ses mouvements sont liés à ceux du squelette viscéral et, comme elle est munie de *papilles*, elle est un *organe de sensibilité*. Elle peut aussi, comme nous l'avons vu, porter des *dents* (certains Téléostéens). Elle est plus ou moins nettement délimitée du reste du plancher de la bouche, et même dans certains cas, chez les *Plagiostomes* et surtout chez le *Polypterus*, elle présente une pointe et des bords latéraux libres. Il en est de même aussi chez les *Dipnoïques*.

Amphibiens et Reptiles.

Chez les *Amphibiens*, la langue présente des *muscles propres*, c'est-à-dire que ses mouvements sont indépendants de ceux du squelette viscéral. En même temps elle est volumineuse ; sa surface est parsemée de papilles et a l'aspect du velours. Elle occupe déjà une grande partie de la cavité buccale.

Fig. 218.

Fig. 218. — Langue du *Spelerpes fuscus* projetée en dehors de la bouche.

Fig. 219.

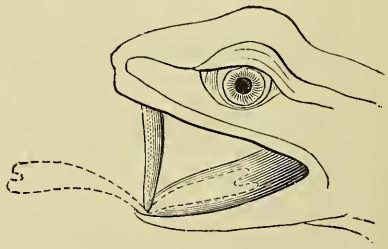
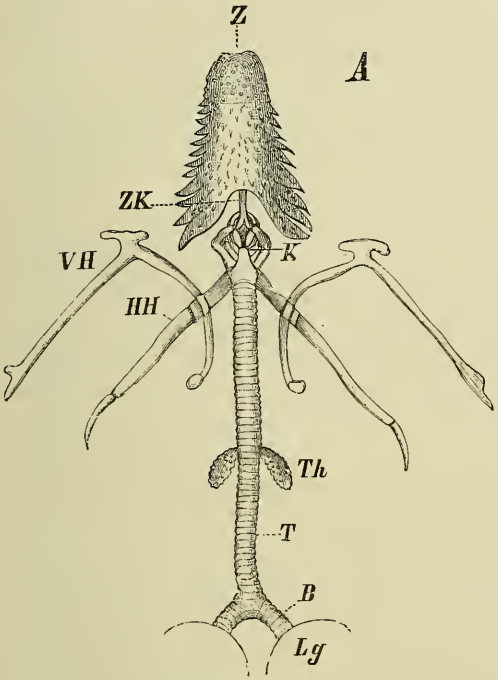


Fig. 219. — Langue de *Grenouille* dans trois positions différentes de son mouvement de projection au dehors.

La langue chez les *Ichthyoïdes* est conformée à peu de chose près comme celle des Poissons ; mais à partir des *Salamandrines* et surtout des *Anoures* elle perd son caractère rudimentaire (1).

(1) Les *Aglosses* font seuls exception. La langue est chez eux encore moins développée que chez les Ichthyoïdes.

Sa mobilité est très variable dans les différents groupes d'Amphibiens, et il en est de même chez les *Reptiles*. La raison en est chez les uns comme chez les autres dans son mode de fixation sur le plancher de la bouche. En général chez les Amphibiens elle



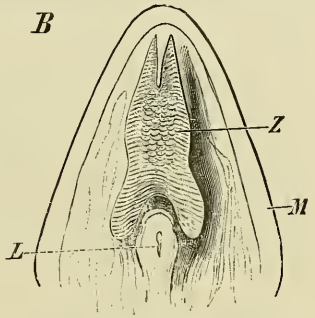


Fig. 220. — A. Langue, appareil hyoïdien et canal aérien du *Phyllodactylus europaeus*. *Z*, langue; *ZK*, corps de l'hyoïde; *VH* et *HH*, cornes antérieures et postérieures de l'hyoïde; *K*, larynx; *Th*, glande thyroïde; *T*, trachée; *B*, bronches; *Lg*, poumons.
B. Langue de *Lacerta*. *Z*, langue; *M*, mâchoire inférieure; *L*, orifice du larynx.

n'est fixée que par son extrémité antérieure ou par une partie de sa face inférieure, ou bien elle est libre dans toute sa périphérie et peut, comme

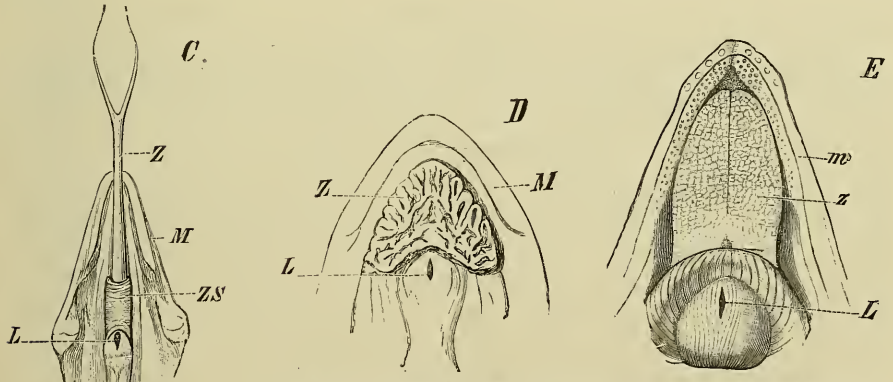


Fig. 221. — C, langue du *Monitor indicus*. D, langue de l'*Emys europaea*. E, langue d'*Alligator*. *M*, mâchoire inférieure; *L*, orifice du larynx; *ZS*, fourreau de la langue; *Z*, langue.

chez le *Spelerpes* ou chez le *Caméléon* parmi les Reptiles, être projetée au dehors de la bouche par un mécanisme très compliqué (fig. 218).

Chez les *Reptiles* la langue est en règle générale très mobile. Sa

forme subit des modifications encore plus nombreuses que chez les Amphibiens, principalement chez les *Sauriens*, que l'on divise, d'après ce caractère, en *Vermilingues*, *Crassilingues*, *Brévilingues* et *Fissilingues*. La langue des Serpents dérive de la langue bifide qui caractérise ce dernier groupe. Les différents types de langues sont représentés dans les figures 220 et 221.

Les *Tortues* et les *Crocodiles* sont de tous les Reptiles ceux dont la langue est le moins mobile.

Oiseaux.

La langue des Oiseaux est ordinairement peu musculeuse ; elle est recouverte d'un revêtement corné, muni fréquemment de papilles et de crochets recourbés ; elle peut même être, comme chez plusieurs Reptiles, effilée à la pointe (*Colibris*), ou être pénicillée. Chez les *Pics*, dont nous avons mentionné, à propos du squelette céphalique, le développement énorme des épibranchiaux, elle peut être projetée très loin au dehors de la bouche à l'aide d'un appareil musculaire très compliqué, et sert d'organe préhensile.

Toutes ces modifications sont le résultat d'adaptations au mode variable de préhension des aliments.

La langue est surtout très développée chez les *Rapaces* et les *Perroquets;* chez ces derniers elle représente un organe charnu, large et épais ; mais sa consistance molle, pâteuse, résulte non pas tant du développement de ses muscles propres que de la présence de la *graisse*, de *vaisseaux* et de *glandes*. Néanmoins ces muscles sont bien développés chez les Perroquets ; il en est de même chez la *Caille* (prince Ludwig Ferdinand de Bavière) et jusqu'à un certain point aussi chez les *Lamellirostres* et le *Phoenicopterus*. Avec ces langues volumineuses, la petite langue du *Pélican*, de la *Cigogne*, etc., fait un contraste frappant.

Mammifères.

La langue atteint dans ce groupe son plus haut degré de développement sous le rapport du volume, de la mobilité et de la multiplicité des fonctions, et, comme partout, sa forme subit les adaptations les plus diverses. Les muscles propres sont toujours bien développés. Sa surface présente aussi parfois des productions cornées, par exemple chez les *Félins*. Elle a, en général, une forme aplatie, rubanée, arrondie en avant. Elle renferme de nombreuses glandes et est protractile. A sa face inférieure se trouve un système de plis, très développé chez les *Prosimiens*, qui a été décrit par Gegenbaur sous le nom de SOUS-LANGUE. Dans l'intérieur de cette dernière a dû se développer jadis un squelette cartilagineux, comme c'est encore aujourd'hui le cas chez le *Stenops;* c'est là une disposition que l'on doit considérer comme provenant par hérédité des Vertébrés inférieurs (*Reptiles*). Il résulte de là *que la langue proprement dite des Mammifères n'est pas directement homologue à celle des Vertébrés inférieurs, qu'elle représente, par conséquent, jusqu'à un certain point, une acquisition nouvelle, et qu'elle s'est vraisemblablement dévelop-*

pée aux dépens de la partie postérieure de la sous-langue, qui s'est atrophiée graduellement (Gegenbaur).

Glande thyroïde.

Par son mode de développement, par ses vaisseaux et ses nerfs, la *glande thyroïde* représente un *appendice ventral, primitivement impair, de la cavité branchiale*, qui s'étend sur les quatre à cinq premières fentes branchiales, et qui peut plus tard se diviser en deux lobes. A cette ébauche impaire s'ajoutent encore chez les Mammifères des *parties paires qui prennent naissance dans la région postérieure des arcs viscéraux* (1).

Chez l'Ammocète, la glande thyroïde, qui est constituée par des formations tubuleuses tapissées d'épithélium vibratile, reste en communication avec la cavité buccale entre la troisième et la quatrième fente branchiale. Chez le Petromyzon cet organe s'atrophie en grande partie; le reste donne naissance à des amas de follicules, semblables à ceux que l'on rencontre dans la glande thyroïde de tous les Vertébrés.

Chez les Sélaciens l'ébauche impaire de la glande thyroïde conserve sa forme primitive; elle est située au-dessous de la symphyse du maxillaire inférieur, exactement sur la ligne médiane, dans l'angle de bifurcation du tronc des artères branchiales. Chez les Téléostéens adultes elle représente un organe pair placé à l'extrémité postérieure du premier arc branchial. Chez les Urodèles et les Anoures son ébauche est comme partout impaire, mais elle se divise plus tard, et chacune de ces divisions, composée d'un amas de vésicules épithéliales, transparentes, est située chez les *Urodèles* sur le côté postérieur du deuxième *cérato-branchial*.

Chez les *Anoures* la glande thyroïde se trouve de chaque côté sur la face inférieure de la corne postérieure de l'os hyoïde, en dedans du prolongement antérieur du muscle *droit de l'abdomen* (muscle *sterno-hyoïdien*), ou bien elle est intercalée entre ses fibres.

Ce que l'on a décrit jusqu'ici comme la glande thyroïde des Anoures est le *reste antérieur* ou *inférieur des branchies* (Fr. Maurer). En dehors sont situés les *corpuscules épithéliaux* (les soi-disant *glandes thyroïdes accessoires des Anoures*) qui se retrouvent également chez les *Urodèles;* enfin il faut mentionner encore les *corps post-branchiaux*. Impairs chez les *Urodèles,* ils sont pairs chez les *Anoures* et sont placés des deux côtés de l'entrée du larynx. Ils correspondent aux *corps sus-péricardiques* découverts par van Bemmelen chez les *embryons de Sélaciens,* les *Sélaciens adultes* et les *Ganoïdes;* chez les uns comme chez les autres on doit les regarder comme les restes de branchies qui existaient jadis. On doit attribuer la même signification à la *glande carotidienne* qui a également une origine épithéliale. Toutes ces formations reçoivent des branches de la *carotide externe*.

La glande thyroïde est située chez les Cœcilies sur le bord antérieur

(1) De nouvelles recherches sont nécessaires pour décider si ces parties paires sont homologues de certaines dispositions qui existent chez les Vertébrés inférieurs.

du muscle *élévateur du dernier arc branchial*, chez le Siphonops à l'entrecroisement de l'*hypoglosse* et du *vague*.

Chez plusieurs Sauriens on la trouve, d'après van Bemmelen, derrière le milieu de la trachée; chez les Chéloniens, les Crocodiliens et les Ophidiens, bien qu'elle soit impaire, elle est souvent bilobée et est située au-dessus des gros vaisseaux à leur sortie du cœur. Au point de vue histologique elle est entièrement semblable à celle des *Poissons* et des *Amphibiens*, c'est-à-dire qu'elle est composée d'un amas de nombreuses vésicules rondes, tapissées d'épithélium et à contenu transparent et albumineux, entre lesquelles s'insinuent des trabécules provenant de l'enveloppe fibreuse qui entoure l'organe tout entier (1).

Chez les Oiseaux la glande thyroïde est paire; elle est également située à l'origine des carotides, comme nous l'avons déjà dit.

Chez les Mammifères enfin la glande thyroïde est généralement bilobée ou trilobée; elle se sépare complètement, comme c'est d'ailleurs déjà le cas chez les *Reptiles* et les *Oiseaux*, de la paroi de l'œsophage et s'étend de plus en plus sur la face ventrale de la *trachée* ou du *larynx*. Ses deux *lobes latéraux* sont tantôt complètement séparés, tantôt réunis par un *isthme* plus ou moins large, qui correspond au *lobe moyen*. Cette dernière disposition se rencontre aussi chez l'*Homme*, où l'organe est toujours volumineux et où il n'est pas rare de rencontrer des *glandes thyroïdes accessoires*.

L'ébauche de la glande thyroïde des Mammifères, qui procède de deux origines distinctes, se développe de la façon suivante. De la base de la langue, c'est-à-dire du point correspondant au *trou borgne* chez l'Homme, part un canal épithélial (*conduit thyréo-glossien*, His) qui a les rapports les plus étroits avec la formation de la langue et qui se dirige dans la région occupée plus tard par le *cartilage thyroïde*. La partie inférieure de ce canal, qui s'accroît et se sépare du trou borgne, se fusionne avec la seconde ébauche paire de la glande thyroïde. Le mode de formation de cette dernière est encore controversée. Suivant His, Born, etc., elle provient de l'épithélium du quatrième sac branchial, qui prolifère, constitue un tube, sur lequel se développent plus tard des bourgeons pleins, et qui se sépare de son lieu d'origine. L'opinion de van Bemmelen est bien plus vraisemblable; suivant lui les glandes thyroïdes latérales ne dérivent pas du quatrième sac branchial même, mais de la paroi du pharynx en dedans de ce sac (fundus branchialis). D'où résulte le parallèle, que nous avons indiqué plus haut, avec les *corps sus-péricardiques* des *Amphibiens* et des *Reptiles*.

Au début l'organe tout entier présente une structure *glandulaire;* mais bientôt surviennent des transformations, de sorte que le caractère glandulaire primitif est plus ou moins effacé. L'organe se divise en de nombreux lobes ou lobules d'abord pleins, qui se creusent plus tard, qui sont entourés par du tissu conjonctif et qui sont très richement vascularisés. Dans leur intérieur se trouvent, tantôt, comme chez beaucoup de *Poissons* et *tous* les *Amphibiens*, de gros follicules transparents, vésiculeux, tapissés d'épithélium, tantôt, comme chez les Vertébrés supérieurs, à côté de ceux-ci, des tubes cylindriques qui se ramifient plusieurs fois, c'est-à-dire qui émettent des

(1) On trouve aussi un corps sus-péricardique impair chez les *Lacerta*. Les corps sus-péricardiques existent probablement chez tous les Vertébrés, sauf les *Poissons osseux*. Chez les *Mammifères* ils sont représentés par les *glandes thyroïdes latérales*. On doit y voir les restes d'un organe rudimentaire de fonction inconnue, qui dérive peut-être primitivement d'un sac branchial modifié.

bourgeons et se divisent plus tard en sphères pleines, et, comparés aux follicules ronds, n'ont qu'une importance secondaire. Les trajets sanguins, d'abord lacunaires, plus tard plus étroits et disposés en réseaux, jouent un grand rôle dans ces phénomènes évolutifs.

La glande thyroïde, acineuse par excellence, des Mammifères, une fois formée, est composée de vésicules glandulaires closes, entourées par un riche réseau de capillaires et par une enveloppe conjonctive, qui isole chaque vésicule des vésicules voisines. Les vésicules se réunissent en groupes enveloppés par une membrane fibreuse commune, ce qui donne à l'organe un aspect lobé.

La glande thyroïde est donc un organe qui, sous certains rapports, doit être rangé dans la catégorie des organes *rudimentaires*, mais qui, d'autre part, paraît avoir subi un *changement de fonction*. Ce que semblerait prouver sa grosseur considérable, qui augmente encore jusqu'à l'accroissement complet du corps, ainsi que la quantité énorme de sang que lui apportent de gros vaisseaux chez les Mammifères, par exemple chez l'Homme.

En outre, les *observations cliniques*, faites dans ces dernières années, viennent à l'appui de cette manière de voir. Si on extirpe à un jeune sujet la glande thyroïde tout entière, il survient des troubles particuliers dans la nutrition (*anémie*, *ralentissement de la croissance du squelette* et *idiotie*). Que l'on se rappelle aussi le *crétinisme* dont sont fréquemment atteints les individus *goîtreux*.

De tout ceci il résulte que la glande thyroïde doit avoir une *grande importance physiologique*, bien que jusqu'ici il ne soit pas possible de déterminer *comment*.

Thymus.

Le thymus, dont l'*ébauche* est toujours *bilatérale*, provient chez les Sélaciens, d'une prolifération de l'épithélium dans l'angle supérieur des cinq fentes branchiales, dans le voisinage des *ganglions* du *nerf vague*, et aussi dans la région de l'*évent*. Le thymus devait donc probablement être primitivement au service de l'appareil branchial, et, s'il n'en est plus ainsi, cela tient peut-être à ce que l'angle supérieur des orifices branchiaux est recouvert par les muscles dorsaux des branchies. Cette dernière circonstance a déterminé sa séparation graduelle de l'épithélium des fentes branchiales (A. Dohrn).

Chez les Téléostéens et les Urodèles le thymus dérive de la même façon de masses épithéliales pleines à l'extrémité dorsale des fentes branchiales(1). Ces masses s'atrophient en partie, se fusionnent en partie de chaque côté en *une seule* masse fusiforme, située en dehors des arcs branchiaux dorsaux, à la base du crâne. Plus tard des cellules lymphoïdes des tissus voisins émigrent en foule dans son intérieur, de sorte que le caractère épithélial primitif s'efface de plus en plus, et que l'organe se trouve formé par des *follicules lymphatiques*. Finalement le tissu lymphoïde se fond en partie, l'organe se creuse de cavités et subit une métamorphose régressive (Maurer).

Mes recherches sur les Gymnophiones, ainsi que des dispositions correspondantes chez les Serpents, montrent aussi que l'ébauche du thymus est primitivement *multiloculaire*, c'est-à-dire qu'elle dérive de plusieurs fentes branchiales ou même de toutes les fentes branchiales.

(1) W. N. Parker a démontré la présence chez les *Dipnoïques* d'un thymus volumineux, divisé de chaque côté en deux par des masses musculaires.

Chez les Lacertiliens, chez lesquels il se développe encore pendant la période fœtale cinq fentes branchiales dont les deux postérieures disparaissent de bonne heure, le thymus provient de la deuxième et de la troisième fente et il se compose par suite de chaque côté de deux parties situées l'une derrière l'autre. A la partie postérieure est appendiculée une petite vésicule, qui rappelle la *glande carotidienne* des *Amphibiens*.

Chez les Serpents le thymus dérive du quatrième et du cinquième sac branchial. Les restes du deuxième et du troisième sac conservent le *caractère épithélial* et n'ont rien de commun avec le thymus. Le thymus est également formé pendant toute la vie chez ces animaux (comme chez les Lacertiliens) de deux lobes séparés (van Bemmelen).

La disposition est la même chez les Chéloniens et les Crocodiles ; chez ces derniers, pendant le jeune âge, le thymus est long et s'étend très en arrière dans le cou. Il en est de même chez les Oiseaux ; chez eux il se développe principalement aux dépens de la troisième fente branchiale, et pour une petite partie aux dépens de la quatrième. Le reste de l'épithélium de la troisième fente donne également naissance chez eux à une *glande carotidienne* (van Bemmelen).

Chez les Mammifères le thymus est primitivement creux ; il provient essentiellement de l'épithélium de la troisième fente ; la quatrième fente et même la deuxième, mais dans une faible proportion, contribuent aussi à sa formation. Son ébauche est formée par l'*épithélium du pharynx* et par l'*épiderme*. Les éléments épithéliaux se séparent graduellement de la surface, s'enfoncent par suite de l'accroissement du cou et de ses organes, se disséminent et subissent des modifications. Par suite de la pénétration en masse des *leucocytes*, l'organe tout entier prend un tout autre caractère histologique ; il devient *lymphoïde*. Le *thymus* joue manifestement chez les *Mammifères* pendant la période fœtale et aussi après la naissance un rôle important dans la *formation du sang*. Mais on ne sait encore rien de précis à ce sujet.

Sa *position* est la suivante. Chez les *Poissons* et les *Dipnoïques* il est situé en général dans la région de la cavité branchiale ; chez les *Amphibiens* en arrière et en dessus de l'articulation de la mâchoire ; chez les *Reptiles* dans la région cervicale au voisinage de la carotide, tantôt plus en avant, tantôt plus en arrière, immédiatement en avant du cœur, comme par exemple chez les *Serpents*. Chez les *Oiseaux* (et chez les *Crocodiles* jeunes), il forme un long organe rubané ou plus ou moins lobé, qui s'étend, comme nous l'avons déjà mentionné, tout le long du cou.

Chez les *Mammifères* enfin, le thymus est volumineux ; la plus grande partie est située dans le thorax, immédiatement derrière le sternum, et par suite sur la face ventrale du cœur et des gros vaisseaux qui en partent. Une petite partie seulement s'étend dans la région du cou au-dessous et latéralement de la trachée. L'époque de son atrophie

paraît être très variable chez les différents Mammifères. Chez l'Homme, où les phénomènes ont été le mieux étudiés, le thymus atteint son plus haut degré de développement à la fin de la deuxième année ; à partir de cette époque il subit une métamorphose régressive ; on en trouve encore parfois jusque dans un âge très avancé des vestiges, derrière le sternum, sous forme de résidus graisseux.

On ne sait encore absolument rien sur le développement de la *glande adipeuse* des Insectivores, des Rongeurs et des Chiroptères. Cet organe est une masse lobée, située dans la cavité thoracique, qui, chez la Marmotte, s'étend en avant des vertèbres jusqu'au diaphragme; elle se prolonge aussi dans le cou, au-dessous de l'omoplate et jusque dans le dos.

Elle présente à peu près la même étendue chez les Campagnols ; mais ici elle arrive jusque dans la région maxillaire. C'est chez le Hérisson qu'elle est relativement le plus volumineuse.

Elle a été peu étudiée au point de vue histologique ; il est certain néanmoins que ce n'est pas une véritable glande, mais qu'elle est formée d'un tissu lymphatique adénoïde, abondant en graisse et très richement vascularisé.

2. Intestin antérieur proprement dit.

Poissons, Dipnoïques et Amphibiens.

Tandis que chez l'*Amphioxus* on peut peut-être considérer comme une sorte d'estomac une dilatation du canal digestif, chez les *Cyclostomes*, les *Dipnoïques*, les *Chimères*, chez certains *Téléostéens* et plusieurs *Ichthyoïdes*, l'estomac n'est pas nettement distinct du reste du tube digestif, qui s'étend parfois en ligne droite dans la cavité viscérale. Dans ce cas la limite entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen est marquée, comme nous l'avons déjà mentionné, par le point où le canal excréteur de la bile (*canal cholédoque*) traverse la paroi digestive.

Chez d'autres Poissons, par exemple les *Squalides*, tous les *Ganoïdes*, de nombreux *Téléostéens*, les *Dérotrèmes*, les *Salamandrines* et tous les *Anoures*, l'estomac est plus ou moins sacciforme ou contourné en anse, de sorte que l'on peut y distinguer une partie descendante (fig. 222, *M*) et une partie récurrente, le tube pylorique (*PR*). En général l'estomac s'adapte à la forme du corps. C'est ainsi que chez les *Raies* et les *Anoures* il est beaucoup plus développé en largeur que chez la *plupart des autres Poissons* et chez les *Salamandrines;* cette règle s'applique aussi aux *Reptiles* (comp. fig. 223). *Les plus grandes variations de forme se rencontrent chez les Téléostéens.* L'œsophage est en général court ; fréquemment il n'est pas nettement distinct de l'estomac; cependant il y a de nombreuses exceptions, par exemple chez plusieurs *Téléostéens* et chez la *Sirène lacertine* (fig. 223, *Oe*).

Reptiles.

Ici le cou est bien plus différencié, aussi l'œsophage est-il assez long et toujours nettement séparé de l'estomac plus spacieux, en général sacciforme (*Crocodiliens*) ou recourbé en anse et par suite

transversal (*Chéloniens*) (1). Les *Serpents*, les *Sauriens serpentiformes* et les *Amphisbènes* ont un estomac fusiforme, situé dans l'axe du corps; l'intestin antérieur tout entier est très extensible, ces animaux avalant en une fois une grande quantité de nourriture sans la mâcher.

Fig. 222.

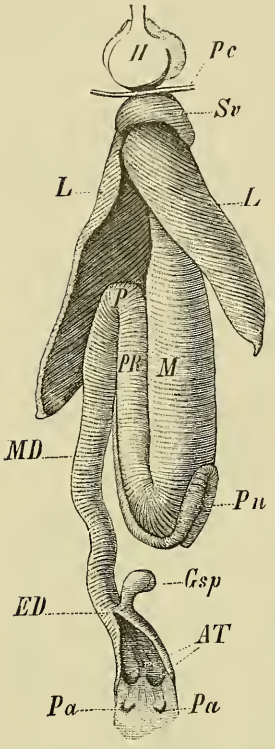


Fig. 222. — Canal intestinal d'un *Squalide*.
H, cœur; *Pc*, péricarde; *Sv*, sinus veineux; *L*, *L*, les deux lobes du foie écartés de façon à faire voir l'estomac (*M*), le tube pylorique (*PR*) et la région du pylore (*P*); *MD*, intestin moyen; *ED*, intestin terminal; *Gsp*, glande sus-anale; *AT*, poches anales; *Pa*, *Pa*, pores abdominaux; *Mi*, rate.

Fig. 223.

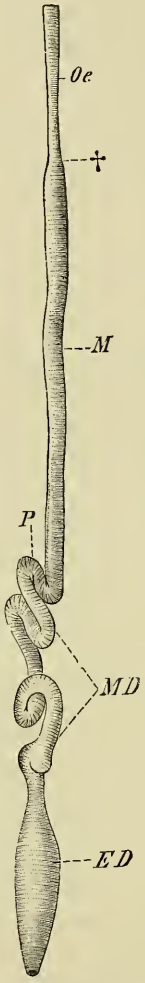


Fig. 223. — Canal intestinal de la *Siren lacertina*.
Oe, œsophage, séparé par un sillon (†) de l'estomac (*M*); *P*, région pylorique; *MD*, intestin moyen; *ED*, intestin terminal.

Oiseaux.

On observe ici une division du travail physiologique par suite d'adaptation au régime alimentaire, au mode d'existence de ces animaux et à l'absence des dents. L'estomac, qui jusqu'ici était simple, se divise en deux parties, l'une antérieure, l'autre postérieure (2). La première seule, à laquelle on donne le nom d'*estomac glandulaire* (*ventricule succenturié*, fig. 224, *DM*), à cause de l'abondance des glandes qu'elle renferme, contribue aux phénomènes chimiques de la digestion; la seconde, dont la face interne est tapissée d'une *couche cornée* formée par la sécrétion qui se durcit des glandes de la paroi, n'a qu'une action mécanique, aussi possède-t-elle une paroi musculaire très épaisse, munie de deux disques tendineux (fig. 224 et 225, *MM*). C'est pour cette raison qu'on lui donne le nom d'*estomac musculeux* (*gésier*); son développement est proportionnel au degré de consistance des aliments. C'est chez les *Granivores* que la couche musculaire est la plus puissante et la couche cornée la plus épaisse, tandis que cette puissance et cette épaisseur diminuent graduellement dans la série des *Insectivores* jusqu'aux *Rapaces*, en même temps que la division du travail est de moins en moins apparente. De sorte qu'on peut encore aujourd'hui dans la série des Oiseaux actuels suivre pas à pas les degrés

(1) L'œsophage des *Tortues marines* est, comme celui de plusieurs Oiseaux, recouvert de *papilles cornées*.

(2) Chez les *Crocodiles* plusieurs faits montrent que l'estomac présente un degré supérieur d'organisation, qui rappelle celui des Oiseaux.

de différenciation que l'estomac a éprouvés dans le cours de la phylogénie.

Enfin, il faut encore mentionner la dilatation de l'œsophage, que l'on désigne sous le nom de JABOT (fig. 224, *Ig*). On distingue deux sortes de jabots : le *faux jabot*, qui ne sert qu'à emmagasiner les aliments, et le *jabot vrai*, qui exerce sur eux une action chimique.

Mammifères.

De même que chez les Oiseaux, l'œsophage est ici bien distinct de

Fig. 224.

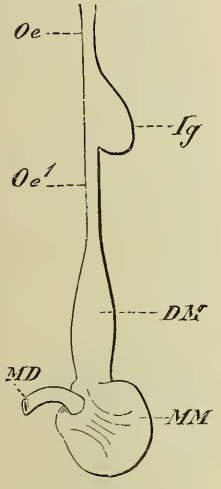
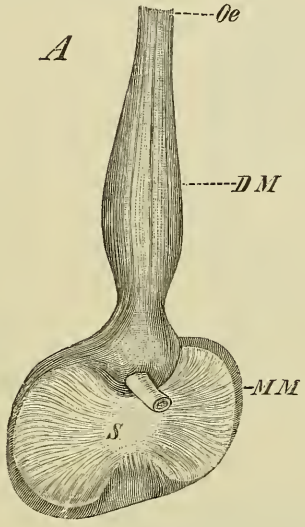


Fig. 225.



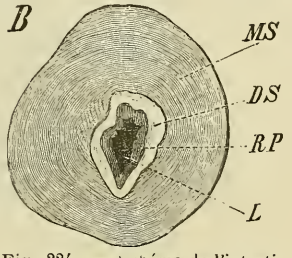


Fig. 224. — Schéma de l'intestin antérieur d'un *Oiseau*. *Oe*, *Oe*¹ œsophage ; *Ig*, jabot ; *DM*, estomac glandulaire ; *MM*, gésier ; *MD*, intestin moyen.

Fig. 225. — A, gésier et estomac glandulaire du *Fulicra atra*. B, coupe transversale de la partie latérale du gésier du *Coq de bruyère*. *Oe*, œsophage ; *DM*, estomac glandulaire ; *MM*, gésier ; *S*, son disque tendineux ; *MS*, couche musculaire ; *DS*, couche glandulaire ; *RP*, plaque triturante, formée par la sécrétion durcie de la couche glandulaire ; *L*, cavité du gésier.

l'estomac ; sa portion initiale différenciée, pourvue de muscles puissants, est appelée *pharynx*.

L'estomac présente chez ces animaux de très nombreuses modifications, liées au régime alimentaire, que l'on ne rencontre dans aucune autre classe de Vertébrés. En général sa position est plus ou moins transversale et sa forme celle d'un sac ; on y distingue une *portion cardiaque* qui se continue avec l'œsophage et une *portion pylorique* qui se continue avec l'intestin moyen.

En général l'estomac des *Herbivores* est plus volumineux et plus compliqué que celui des Carnassiers ; il peut être divisé en chambres en nombre variable, par exemple au nombre de quatre chez les *Ruminants* (fig. 226 E), la *panse*, le *bonnet* ou *réseau*, le *feuillet* et la *caillette* (1). Les deux premières ne sont que de simples réservoirs,

(1) Le feuillet fait défaut à plusieurs Ruminants, tels que les *Tylopodes* et les *Moschidés*, de sorte que chez eux l'estomac ne se compose que de trois parties. Le feuillet est ontogéniquement et phylogéniquement le dernier produit de différenciation de l'estomac des Ruminants. La forme ainsi que la structure de ses lamelles sont très variables ; c'est chez le *Bœuf* qu'il est le plus volumineux.

d'où les aliments remontent dans la bouche pour y être de nouveau imbibés de salive et mâchés; après quoi ils pénètrent dans le feuillet et enfin dans la caillette, qui seule est pourvue de glandes à pepsine et sert à la digestion. Les flèches pointillées dans la figure 226 E indiquent la marche que suivent les aliments.

Probablement tous les *Cétacés*, à l'exception des *Ziphioïdes*, ont un estomac composé de trois compartiments. Le premier est une dilatation non glandulaire de l'œsophage; le second correspond au cardia des Carnivores; il est pourvu de glandes à pepsine. Le troisième se divise en plusieurs parties et correspond à la partie pylorique de l'estomac des Carnivores; ses glandes sont des glandes à mucus.

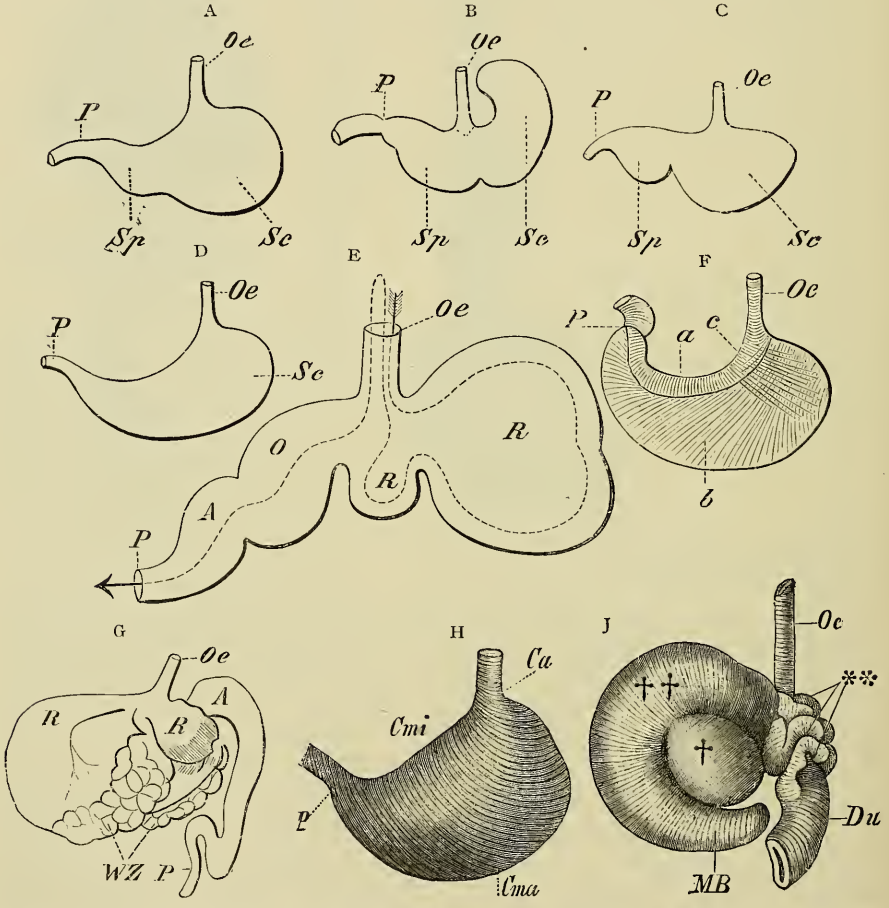


Fig. 226. — Différentes formes de l'estomac des *Mammifères*. A, *Chien*. B, *Mus decumanus*. C, *Mus musculus*. D, *Belette*. E, schéma de l'estomac des *Ruminants;* la flèche indique la marche que suivent les aliments; *R,R*, panse et bonnet; *O*, feuillet; *A*, caillette. F, estomac de l'*Homme*, dont les muscles ont été préparés. G, estomac du *Chameau; R,R*, panse et bonnet; *A*, caillette; *WZ*, cellules aquifères. H, estomac de l'*Echidna hystria ; Cmi*, petite courbure; *Cma*, grande courbure. J, estomac de *Bradypus tridactylus;* ††, partie correspondant à la panse, et †, partie correspondant au bonnet des Ruminants ; la première forme en *MB* un cul-de-sac ; **, diverticule du duodénum (*Du*). La figure G d'après GEGENBAUR.

Oe, œsophage; *P*, pylore; *Sc*, sac cardiaque; *Sp*, sac pylorique; *Ca*, cardia.

3. Intestin moyen.

Poissons.

Nous avons vu que le canal intestinal peut s'étendre presque en ligne droite dans l'axe du corps ou décrire de très nombreuses circonvolutions et qu'il présente dans les différents groupes de Vertébrés les

Fig. 227.

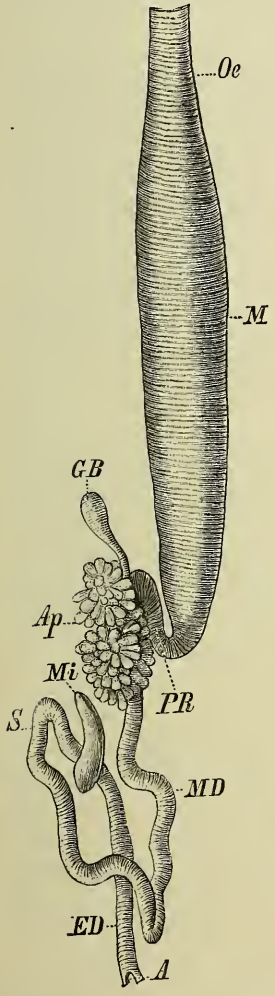


Fig. 228.

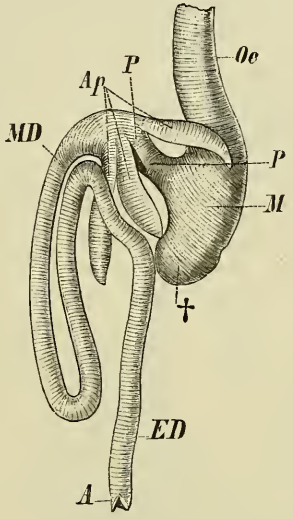


Fig. 229.

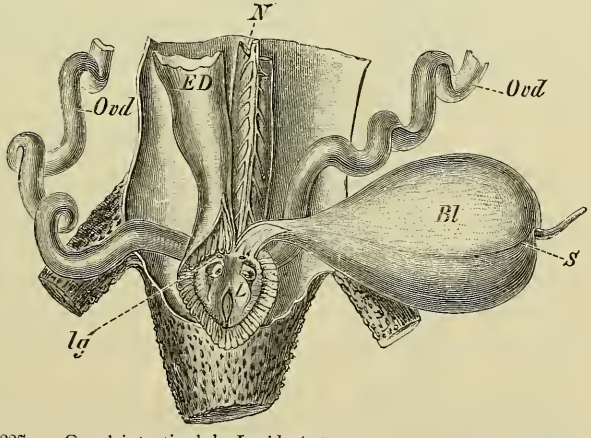


Fig. 227. — Canal intestinal du *Lepidosteus*.
Oe, œsophage ; *M*, estomac ; *PR*, tube pylorique ; *GB*, vésicule biliaire ; *Ap*, appendices pyloriques ; *MD*, intestin moyen ; *S*, anse de l'intestin moyen d'où part l'intestinal terminal (*ED*) ; *A*, anus, *Mi*, rate.

Fig. 228. — Canal intestinal de la *Perche*.
Oe, œsophage ; *M*, estomac ; †, son cul-de-sac ; *P*,*P*, court tube pylorique ; *Ap*, appendices pyloriques ; *MD*, intestin moyen ; *ED*, intestin terminal ; *A*, anus.

Fig. 229. — Cloaque fendu de la *Salamandrina perspicillata* femelle.
ED, intestin terminal et *Bl*, vessie urinaire, fendus à leur orifice dans le cloaque ; *S*, sillon de la vessie ; *N*, rein ; *lg*, orifice des canaux de *Leydig* (uretères) ; *Ovd*, *Ovd*, oviductes qui se terminent chacun sur une papille. A gauche du repli de la muqueuse la papille génitale *L*.

modifications les plus variées entre ces deux formes extrêmes. On peut dire cependant qu'en général *il est plus long chez les Herbivores que chez les Carnivores.*

On observe déjà chez l'*Ammocète* une tendance à l'augmentation de surface de l'intestin, manifestée par la présence d'un repli longitudinal saillant, qui existe chez les *Sélaciens*, les *Dipnoïques* et les *Ganoïdes*, et auquel on donne ici à cause de sa direction le nom de *valvule spirale.* Chez ces derniers il commence déjà à être atrophié, et on n'en trouve plus aucune trace chez les autres Vertébrés.

Un autre organe caractéristique de l'intestin des Poissons, qui a la même signification physiologique, est représenté par les *appendices pyloriques*, que l'on voit apparaître pour la première fois chez les *Ganoïdes* et qui se sont transmis à de nombreux Téléostéens. Ce sont des diverticules plus ou moins longs de l'intestin moyen, fréquemment digitiformes, situés derrière le pylore, au voisinage du canal cholédoque (fig. 227 et 228, *Ap*). Leur nombre varie entre 1 (*Polypterus*, *Ammodytes*) et 191 (*Scomber scombrus*). Les appendices pyloriques et la valvule spirale paraissent avoir des rapports réciproques, car la présence de l'une est jusqu'à un certain point exclusive de la présence des autres.

Amphibiens et Reptiles.

Ici, lorsque le corps est mince et allongé, comme chez les *Gymnophiones*, les *Amphibiens*, les *Serpents* et les *Sauriens serpentiformes*, le tube digestif n'est que légèrement onduleux ; il décrit au contraire de nombreuses circonvolutions lorsque le corps est ramassé et court, comme chez les *Anoures*, les *Crocodiles* et les *Tortues.* Le tube digestif des *Salamandrines* et des *Sauriens* présente une forme intermédiaire entre ces deux extrêmes.

Oiseaux et Mammifères.

L'intestin moyen, dont les circonvolutions sont plus ou moins nombreuses, présente en général chez ces animaux une longueur considérable ; il varie davantage (non seulement en longueur, mais aussi en largeur) chez les formes domestiquées que chez les formes sauvages (1). Vers le milieu de son étendue il existe chez les Oiseaux un petit cul-de-sac, reste du *conduit vitello-intestinal* ou *diverticule aveugle*

(1) Chez les *Autophagae*, où le vitellus n'est pas encore absorbé au moment de l'éclosion et où il forme encore une grosse vésicule qui remplit en partie l'abdomen, l'intestin n'acquiert que beaucoup plus tard la longueur caractéristique pour chaque espèce, c'est-à-dire qu'il s'allonge continuellement jusqu'à la fin de l'accroissement du jeune Oiseau.

Il en est tout différemment chez les *Insessores* (principalement chez les *Passereaux*), où la masse vitelline est presque entièrement absorbée au moment de l'éclosion. Chez eux l'intestin a déjà acquis sa longueur absolue longtemps avant que le jeune Oiseau soit capable de voler ; l'accroissement de l'intestin est par conséquent arrêté. Il en est de même chez le *Buteo vulgaris.* Le développement de l'intestin précède donc d'autant plus celui du corps que l'Oiseau abandonne l'œuf à un état moins avancé (Gadow).

du vitellus. On observe fréquemment, par exemple chez l'*Homme*, des différences dans la longueur relative de l'intestin du fœtus et de l'adulte.

4. Intestin terminal.

L'intestin terminal, qui chez les *Anamniens* et les *Sauropsidés* débouche avec les conduits génito-urinaires dans une cavité commune, le *cloaque*, est en général droit (rectum) ; à partir des *Amphibiens* (et déjà aussi chez quelques *Ganoïdes* et *Téléostéens*) il est nettement distinct de l'intestin moyen (1). Il présente (comme aussi chez beaucoup de *Reptiles* et d'*Oiseaux*) un renflement vésiculaire qui est souvent plus spacieux que l'estomac (fig. 230, *R*).

Le diverticule vésiculaire de sa paroi ventrale qui se développe pendant la période embryonnaire, l'*allantoïde*, se transforme en totalité chez les Amphibiens en *vessie urinaire*.

Nous verrons dans un chapitre ultérieur ce qu'elle devient chez les *Amniotes*.

A partir des *Reptiles* on voit apparaître sur la partie initiale de l'intestin terminal un diverticule asymétrique, qu'on appelle le cœcum.

Chez les Oiseaux il y a en général deux cœcums, qui peuvent acquérir une très grande longueur et dépasser même celle de l'intestin proprement dit (*Lamellirostres*, *Gallinacés*, *Ratites*). D'autre part, les cœcums peuvent présenter toutes les variations possibles de longueur, jusqu'à disparition complète.

Lorsqu'ils sont très développés, ils jouent un rôle important dans la digestion, car dans ce cas l'étendue de la muqueuse digestive se trouve très augmentée ; cette augmentation

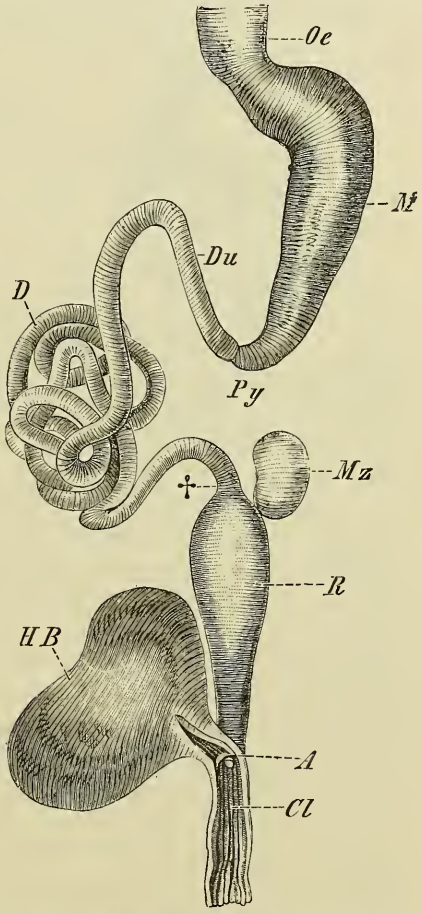


Fig. 230. — Canal intestinal de la *Rana esculenta*. *Oe*, œsophage ; *M*, estomac ; *Py*, région pylorique ; *Du*, commencement de l'intestin moyen (duodénum) ; *D*, intestin moyen ; †, limite de l'intestin moyen et de l'intestin terminal *R* (valvule) ; *A*, orifice de l'intestin terminal dans le cloaque (*Cl*) ; *HB*, vessie urinaire ; *Mz*, rate.

(1) *Chez tous les Poissons sans exception l'orifice du rectum est situé en avant de l'orifice des organes génito-urinaires.* Cette disposition commence déjà à se modifier chez les *Dipnoïques*.

se trouve portée au maximum lorsqu'il existe, comme chez l'*Autruche*, dans l'intérieur du cœcum, un *repli spiral* qui décrit plusieurs tours de spire.

La BOURSE DE FABRICIUS est particulière aux Oiseaux ; c'est un petit organe qui dérive d'une masse épithéliale qui se creuse et se transforme en vésicule, et qui est situé dans le bassin entre la colonne vertébrale et la partie postérieure de l'intestin terminal. En arrière, elle est en rapport avec la partie profonde du cloaque, dans lequel elle débouche au-dessous des orifices génito-urinaires.

Chez quelques espèces d'Oiseaux on ne retrouve plus que des vestiges plus ou moins visibles de cet organe, dont le rôle physiologique est d'ailleurs inconnu.

Mammifères.

Chez ces animaux l'intestin terminal décrit un nombre variable de circonvolutions et atteint une grande longueur, en même temps que son diamètre est beaucoup plus considérable que celui de l'intestin moyen ; ce dernier caractère, ainsi que les bosselures que présente l'intestin terminal, distinguent toujours nettement ces deux régions de l'intestin l'une de l'autre. Sa portion postérieure, qui s'enfonce dans le bassin, ou *rectum*, correspond seule à l'intestin terminal des Vertébrés inférieurs ; la portion antérieure beaucoup plus étendue est une acquisition nouvelle qui n'apparaît que dans la série des Mammifères et porte le nom de *côlon*. Le côlon se subdivise souvent, comme par exemple chez l'Homme, en plusieurs portions.

Le *cœcum*, dont la présence est très répandue, présente ici aussi, suivant le régime alimentaire, les modifications les plus variées de forme et de grosseur. C'est ainsi qu'il est très petit ou qu'il fait même défaut chez les *Carnivores*, les *Cétodontes*, les *Insectivores* et les *Chiroptères*, tandis que chez les *Herbivores* sa longueur dépasse celle du corps. On constate un certain rapport compensateur entre le cœcum et le reste de l'intestin terminal. Dans beaucoup de cas (plusieurs Singes, Rongeurs, Homme) une partie du cœcum s'atrophie dans le cours de l'ontogénie, et constitue ce que l'on appelle l'*appendice vermiculaire*. Ce fait montre qu'il n'existait pas jadis un tube digestif plus long.

De tous les Mammifères les *Monotrèmes* et en partie aussi les *Marsupiaux* sont les seuls qui possèdent encore un *cloaque*. Chez tous les autres l'anus est séparé de l'orifice génito-urinaire.

Histologie de la muqueuse intestinale.

On doit se représenter l'épithélium de la muqueuse intestinale, sauf à l'orifice buccal et à l'orifice anal où il conserve en général le caractère épidermique, comme formé primitivement, c'est-à-dire phylogéniquement, de *cellules cylindriques vibratiles* ou *amiboïdes*. Ces caractères se

retrouvent encore parfois dans le cours de l'ontogénie, et même chez les Poissons inférieurs, tels que l'*Amphioxus* et les *Pétromyzontes* (*Ammocète*), l'épithélium vibratile persiste pendant toute la vie.

Il est également plus ou moins répandu dans l'intestin des autres Poissons, ainsi que dans celui des *Dipnoïques* et des *Amphibiens* mais il se trouve limité à certaines régions. Chez les *Vertébrés supérieurs* il ne joue plus qu'un rôle insignifiant après la période embryonnaire, de sorte qu'on peut dire en général qu'ici l'épithélium est un épithélium cylindrique ordinaire. La face libre des cellules est remarquable d'ailleurs par son *plateau strié*, qui représente le revêtement vibratile primitif, et qui chez certains Vertébrés inférieurs émet des *prolongements contractiles* dans la cavité intestinale (Wiedersheim). La faculté que possède ainsi le bord libre de la cellule de prendre une part active au processus d'absorption, car il s'agit manifestement ici d'un processus de cette nature, doit être considérée comme s'étant transmise par hérédité des Intervertébrés aux Vertébrés inférieurs. C'est ce dont on se rend facilement compte en comparant la figure 231, qui représente le schéma d'un Cœlentéré, dans lequel les cellules entodermiques (*NN*) qui tapissent le cœlome (*UD*) (archentéron ou cavité digestive primitive) englobent des particules alimentaires (*NV*) à l'aide de *pseudopodes*, avec la figure 232 A, sur laquelle on voit des cellules épithéliales digestives (E^1, E^1) émettre des prolongements amiboïdes sur leur face libre, et avec la figure 232 B où ces mêmes cellules sont vues à un plus fort grossissement.

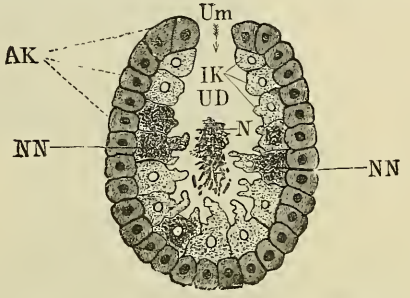


Fig. 231. — Schéma du corps d'un *Cœlentéré*. *AK*, ectoderme ; *IK*, entoderme. Les cellules de l'entoderme émettent des prolongements amiboïdes et ont déjà, en *NN*, englobé des particules alimentaires. *UD*, cavité digestive primitive, dans laquelle se trouvent des aliments *N* ; *Um*, bouche primitive.

Outre ces cellules épithéliales, des *leucocytes* (*phagocytes*) prennent encore partout une partie active à cette absorption des aliments. Ces éléments sont tantôt isolés, tantôt réunis en masses globuleuses ou rubanées (*follicules, plaques de Peyer*) dans la sous-muqueuse et aussi dans la cavité intestinale (où ils arrivent après avoir traversé l'épithélium de la muqueuse) (fig. 232).

Chez l'*Amphioxus*, les *Cyclostomes* et les *Dipnoïques*, la muqueuse digestive est encore tout entière douée de la faculté de sécréter, c'est-à-dire que *chaque cellule épithéliale représente une petite glande*. Cet état d'indifférence se modifie déjà chez les *Sélaciens* où les cellules se groupent dans l'estomac pour former des tubes glandulaires. Les cellules ont encore ici les mêmes caractères ou ne diffèrent encore que très peu suivant qu'elles sont placées au fond ou dans le col de la glande. Ces différences apparaissent déjà nettement, d'après les recherches de Leydig et de Cattaneo, chez les *Ganoïdes* et chez quelques *Téléostéens ;*

et ce dernier a démontré de la manière la plus convaincante par les procédés de la chimie physiologique que ces glandes possèdent la propriété de produire de la *pepsine*. Mais il n'y a pas encore ici de cellules *adélomorphes* et de cellules *délomorphes*, pas plus d'ailleurs que chez les *Amphibiens* et les *Reptiles*. Elles n'apparaissent avec leurs caractères typiques que chez les *Mammifères*.

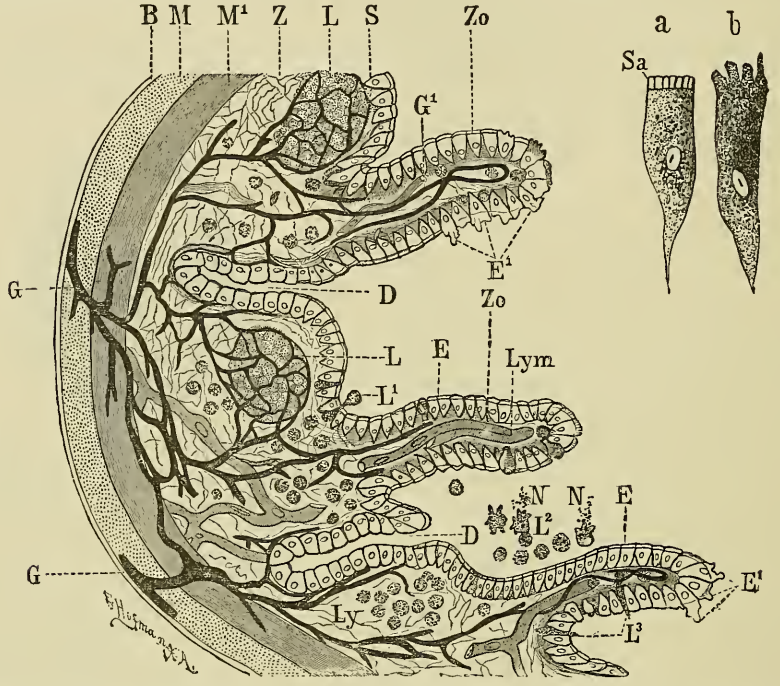


Fig. 232. — A, Coupe d'un fragment de paroi intestinale, en partie schématique. La couche intermédiaire, c'est-à-dire la sous-muqueuse et la muqueuse, a été à dessein représentée plus épaisse que les couches extérieures de l'intestin. Il faut se figurer à gauche du dessin la cavité viscérale et à droite la cavité de l'intestin.

B, péritoine viscéral ; *M*, couche des fibres musculaires longitudinales ; *M¹*, couche des fibres musculaires circulaires ; *Z*, couche intermédiaire ; *S*, muqueuse qui forme en *Zo*, *Zo* des villosités ; *G*, *G*, vaisseaux, dont les gros troncs sont situés entre le péritoine et la couche musculaire. Les petits vaisseaux se ramifient dans la couche intermédiaire et entourent les amas de cellules lymphatiques (*L*, *L*), ainsi que les glandes, et envoient des anses très fines dans l'intérieur des villosités (en *G¹*) ; *D*, *D*, orifices des glandes ; *E*, *E*, cellules épithéliales de la muqueuse avec leur plateau, qui, en *E¹*, présentent des mouvements amiboïdes ; *Ly*, cellules lymphatiques éparses dans la couche intermédiaire ; *L*, *L¹*, *L²*, cellules lymphatiques traversant la muqueuse ; *L²*, cellules lymphatiques qui sont déjà parvenues dans la cavité de l'intestin, et qui englobent, grâce à leurs mouvements amiboïdes, les particules alimentaires (*N*, *N*) ; *Lym*, vaisseaux lymphatiques dans les villosités.

B. Cellules épithéliales de la muqueuse vues à un plus fort grossissement ; *Sa*, leur plateau formé de bâtonnets.

Les glandes tubuleuses connues sous le nom de *glandes de Lieberkühn* jouent un grand rôle dans l'intestin des Vertébrés ; il y existe aussi des glandes *muqueuses* acineuses, et les *cellules caliciformes* sont répandues partout. L'intestin des *Oiseaux* et des *Mammifères* est particulièrement riche en glandes (1).

(1) Il forme un contraste tranché avec l'intestin des *Cyclostomes* et des *Dipnoïques*, qui est dépourvu de glandes. L'intestin de ces derniers aurait besoin d'être soumis à une analyse chimico-physiologique exacte. Il est certain dans tous les cas qu'il n'y a pas *formation de pepsine*

Nous avons indiqué au début de ce chapitre quelle était la structure de la paroi de l'intestin ; nous nous bornerons ici à ajouter quelques détails sur la *formation des plis de la muqueuse.*

On observe fréquemment ici un parallèle entre l'ontogénie et la phylogénie. L'augmentation d'étendue de la surface résorbante a toujours lieu primitivement par la formation de *plis longitudinaux.* La *valvule*

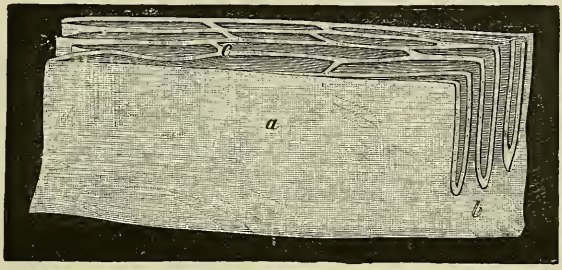


Fig. 233. — Fragments de l'intestin d'un *Téléostéen* avec des cryptes longues et étroites. *a*, coupe longitudinale ; *b*, coupe transversale ; *c*, surface interne (d'après EDINGER).

spirale, qui existe dans l'intestin des *Sélaciens*, des *Ganoïdes* et des *Dipnoïques*, représente déjà un degré d'organisation supérieur. Chez les premiers de ces animaux, et il en est de même aussi pour beaucoup d'autres Poissons, on observe un nouveau progrès, qui consiste en ce que les plis longitudinaux sont réunis par des *plis transversaux ;* il se produit de la sorte des *cryptes* de forme et de profondeur variables (fig. 233).

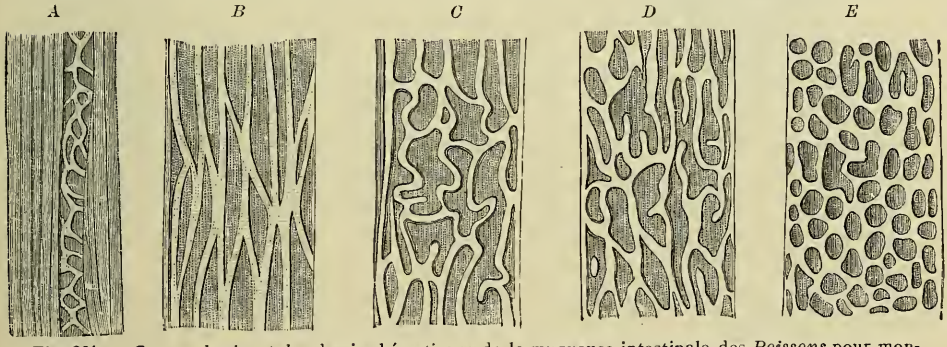


Fig. 234. — Coupes horizontales demi-schématiques de la muqueuse intestinale des *Poissons* pour montrer le passage des mailles longitudinales aux cryptes rondes (d'après EDINGER).
A, *Petromyzon ;* valvule spirale nettement saillante. B, *Sélacien.* C, D, E, divers *Téléostéens.*

Si les enfoncements ou cryptes situés dans les mailles de ce système de plis en réseau deviennent de plus en plus profonds, nous aurons les glandes tubuleuses du canal digestif, que nous avons mentionnées plus haut (*glandes à pepsine* ou *de Lieberkühn*).

Encore très imparfaites et rares chez les *Poissons*, les *villosités intestinales* proprement dites ne sont réellement bien développées que chez les *Amphibiens*, particulièrement chez les *Anoures*. Et à côté d'elles

persistent toutes les formes possibles de plis, les uns onduleux, les autres en zigzag ; il en est de même aussi chez les *Sauropsidés* et les *Mammifères*.

Les *valvules conniventes* ou de *Kerkring* de l'Homme et des Mammifères se rencontrent déjà chez les *Oiseaux*, particulièrement chez l'*Autruche*.

Outre ces plis, l'intestin présente des *villosités* en grand nombre; elles sont surtout bien développées dans le *duodénum;* mais elles se continuent souvent jusque dans l'*intestin terminal*.

C'est surtout chez les *Mammifères* que les villosités intestinales et le système des plis transversaux sont le plus développés; ce dernier principalement dans l'intestin terminal. Les plis longitudinaux au contraire sont peu marqués. La muqueuse gastrique présente ordinairement des plis disposés en réseau, ou une structure complexe (Ruminants) (1).

Organes annexes du canal intestinal.

Foie.

Le foie, qui s'*adapte toujours exactement à la forme du corps* et qui recouvre, dans une étendue plus ou moins grande, surtout sur la face ventrale, le tube digestif, existe chez tous les Vertébrés (Amphioxus?). Chez les *Anamniens* (*Ganoïdes* et *Ichthyoïdes*, par exemple), il est en général relativement plus volumineux que chez les *Amniotes*. Les *Carnivores* (se nourrissant de graisses) ont d'ordinaire un foie plus gros que les *Herbivores*.

Le foie est toujours fixé à la paroi du corps par un repli du péritoine et présente une foule de variations dans le nombre et la forme de ses lobes (2). Néanmoins le foie de tous les Vertébrés dérive génétiquement d'une *forme fondamentale bilobée* (*Cyclostomes*). Il se développe toujours aux dépens de la partie antérieure de l'intestin moyen et se transforme en un appareil glandulaire volumineux, rempli de sang, chargé essentiellement de sécréter la bile. Il communique avec la cavité intestinale par un ou plusieurs conduits excréteurs (*canal cholédoque* ou *hépato-entérique*).

A cet appareil est annexée ou non une *vésicule biliaire;* dans le pre-

(1) Il existe très régulièrement dans l'intérieur du tissu adénoïde de soutien des *villosités de tous les Vertébrés* des *muscles parallèles au grand axe* de ces dernières, qui sont immédiatement appliqués à la paroi endothéliale des vaisseaux chylifères. Grâce à ces muscles, les villosités peuvent se contracter; leur allongement dépend de l'état des vaisseaux (pression sanguine), de l'épithélium (forces élastiques) et surtout de l'action des contractions péristaltiques des muscles de l'intestin. Ces mouvements exercent une grande influence sur la *circulation de la lymphe* et sur le *processus de l'absorption* à la surface des villosités (comte Spee).

(2) Chez les *Monitors* et les *Varanides*, un repli particulier du péritoine, qui part de la ligne médiane en dessus, enveloppe comme un sac les viscères abdominaux, y compris le foie. Du côté ventral il se termine librement et sépare ainsi les organes de l'abdomen du cœur et des poumons. Cette disposition nous présente la première trace de la *séparation du cœlome en deux cavités,* déjà bien marquée chez les *Sauropsidés supérieurs* (*Crocodiliens* et *Oiseaux*) (Beddard).

mier cas elle est réunie au système des canaux excréteurs de la bile par un *canal cystique*, qui présente de très nombreuses variations.

En général, du foie partent un ou deux *conduits hépatiques;* ceux-ci aboutissent à un canal commun, le *canal hépato-entérique* qui débouche dans la partie initiale de

Fig. 235.

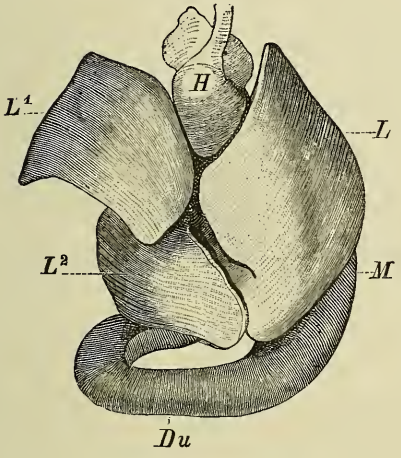


Fig. 235. — Foie de *Rana esculenta*, vu par la face inférieure.

L, L^1, L^2, lobes du foie; *M*, estomac; *D*, duodénum; *H*, cœur.

Fig. 236.

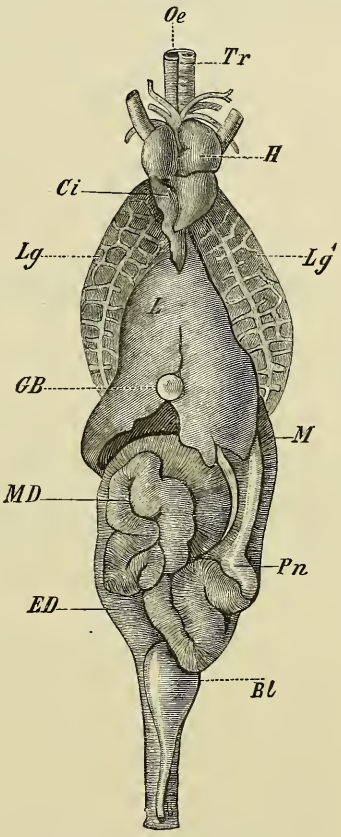


Fig. 236. — Disposition des viscères chez le *Lacerta agilis*.

Oe, œsophage; *M*, estomac; *MD*, intestin moyen; *ED*, intestin terminal; *L*, foie; *GB*, vésicule biliaire; *Pn*, pancréas; *Bl*, vessie urinaire; *Lg*, Lg^1, les deux poumons avec leur réseau vasculaire; *H*, cœur; *Ci*, veine cave inférieure; *Tr*, trachée.

l'intestin moyen. Dans son trajet, celui-ci peut encore recevoir un *canal cystique* qui vient de la vésicule biliaire; le canal *hépato-entérique* porte alors le nom, dans la partie qui s'étend de l'embouchure du canal cystique à l'intestin, de *canal cholédoque (Myxinoïdes, Gymnophiones*, la plupart des *Mammifères, Homme*, fig. 237).

Dans d'autres cas, le nombre des *canaux hépatiques* est encore plus considérable; ils peuvent alors former entre eux et avec le *canal cystique* des anastomoses et se déverser aussi en différents points dans le *canal hépato-entérique*. Tel est le cas par exemple chez les *Anoures* et particulièrement chez la *Rana esculenta*. Il en est exactement de même chez les *Lacerta;* chez les uns et les autres le canal cholédoque peut traverser le pancréas et s'aboucher avec le *canal de Wirsung*, de sorte que la bile et le suc pancréatique viennent se déverser par un orifice commun sur une papille ou sur un repli de l'intestin.

Outre le canal cholédoque, il peut exister aussi des *canaux hépato-cystiques* et *hépato-entériques*, qui s'ouvrent isolément dans l'intestin, par exemple chez plusieurs Poissons. Enfin, dans d'autres cas, on trouve un *canal cystico-entérique* qui va directement de la vésicule biliaire à l'intestin, etc.

Pancréas.

Le pancréas se développe également, comme on l'a vu, sur la partie initiale de l'intestin moyen et par conséquent dans le voisinage du foie. Le point où il prend naissance sur l'intestin correspond à l'embouchure du *canal pancréatique* ou *de Wirsung*, qui traverse le pancréas tout

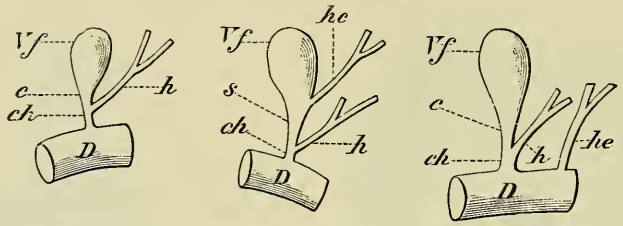


Fig. 237. — A, B, C, différentes dispositions du système des canaux sécréteurs de la bile. *D*, duodénum; *Vf*, vésicule biliaire; *c* et *s*, canal cystique; *h*. canal hépatique; *ch*, canal cholédoque; *hc*, canal hépato-cystique; canal hépatico-entérique.

entier et qui reçoit sur son trajet des conduits latéraux provenant des lobes de la masse glandulaire.

A part quelques *Poissons* (*Cyclostomes*, quelques *Téléostéens*) et les *Dipnoïques*, le pancréas existe chez tous les Vertébrés. Sa forme et sa position, sa grosseur sont très variables; tantôt il est simple, allongé, tantôt il est plus ou moins lobé. Son conduit excréteur se réunit souvent à celui du foie; il peut aussi exister plusieurs conduits excréteurs qui s'ouvrent séparément dans l'intestin moyen.

Bibliographie.

J. Beard. *The Teeth of Myxinoid Fishes*. Anatom. Anz. 3e année. 1888.

G. Born. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen, etc.* Arch. f. mikr. Anat. T. XXII. 1883.

J. F. van Bemmelen. *Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien. I. Anatom. Theil.* Amsterdam, 1888. (Voy. aussi l'article de cet auteur dans *Zoolog. Anzeiger*, 9e année. 1886.)

Id. *Over den oorsprong van de voorste ledematen en de longspieren bij Reptilien.* K. Acad. van Wetenschappen te Amsterdam. Zitting van 30. Juni 1888.

G. Cattaneo. *Istologia e sviluppo dell' apparato gastrico degli uccelli.* Milano, 1884.

Id. *Sull' esistenza delle glandule gastriche nell' Acipenser sturio e nella Tinca vulgaris.* Rend. Istit. Lomb. T. XIX. 1886. (Voy. aussi les mémoires de cet auteur dans *Bollet. scientif.* Nos I, 3 et 4. Pavia, 1886.)

M. Cazin. *L'Appareil gastrique des Oiseaux.* Annal. des sciences naturelles. T. IV. Paris, 1888.

E. D. Cope. *The mechanical origin of the sectorial teeth of the Carnivora.* Proceed. of the Americ. Assoc. for the Advancement of Science. T. XXVI. New-York Meeting, August 1887.

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.* Mitthl. aus d. zool. Station zu Neapel. T. V. Fasc. 1.

L. Edinger. *Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes, etc.* Arch. f. mikr. Anat. T. XIII, 1877.

Ludwig Ferdinand, Prinz v. Bayern. *Zur Anatomie der Zunge. Eine vergleichend-anatomische Studie.* München, 1884.

Id. *Ueber Endorgane der sensiblen Nerven in der Zunge der Spechte.* Sitzungsberichte d. k. bayr. Acad. der Wiss. 1884. Fasc. 1.

H. Gadow. *Versuch einer vergleichenden Anatomie des Verdauungssystemes der Vögel.* Jenaische Zeitschr. T. XIII. Neue Folge VI.

R. Hensel. *Ueber Homologien und Varianten in den Zahnformen einiger Säugethiere.* Morphol. Jahrb. T. V. 1879.
O. Hertwig. *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle.* Arch. f. mikr. Anat. T. XI. 1874.
Ch. Julin. *Quelle est la valeur morphologique du corps thyroïde des Vertébrés?* Bull. Acad. roy. de Belgique. T. III. 1887.
T. Leydig. *Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier.* Arch. f. mikr. Anat. T. IX. 1873.
F. Maurer. *Schilddrüse und Thymus der Teleostier.* Morphol. Jahrb. T. XI. 1885.
Id. *Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste bei Amphibien.* Ibid. T. XIII. 1887.
P. de Meuron. *Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroïde.* Dissert. inaug. Genève, 1886.
Ch. S. Minot. *Studies on the tongue.* Anniversary memoirs of the Boston Society of natural history. Boston, 1880.
G. Postma. *Bijdrage tot de Kennis van den Bouw van het Darmcanaal der Vogels.* Dissert. inaug. Leiden, 1887.
E. Poulton. *The true teeth and the horny plates of Ornithorhynchus.* Quart. Journ. Microsc. Science. T. XXIX. N. S. 1888.
H. Rathke. *Zur Anatomie der Fische* (2 mémoires). Arch. f. Anat. und. Physiol. 1837.
P. Reichel. *Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere.* Morphol. Jahrb. T. VIII. 1882.
Maria Sacchi. *Contrib. all' istologia ed embryologia dell' apparecchio digerente dei Batraci e dei Rettili.* Atti della Società Ital. di Scienze nat. T. XXIX. Milano, 1886.
Id. *Sulla morphologia delle glandule intestinali dei Vertebrati.* Bollet. scientif. N° 2. Pavia, 1886.
L. Stieda. *Untersuchungen über die Glandula thymus, thyreoidea und carotica.* Leipzig, 1881.
Ch. Tomes. *Manual of dental anatomy human and comparative.* London, 1876. Trad. franç. Paris, 1880.
H. Watney. *The minute anatomy of the Thymus.* Philos. Trans. Royal Soc. P. III. 1882.
K. F. Wenckebach. *De Ontwikkeling en de Bouw der Bursa Fabricii.* Dissert. inaug. Utrecht, 1888.
R. Wiedersheim. *Die feineren Strukturverhältnisse der Drüsen im Muskelmagen der Vögel.* Arch. f. mikr. Anat. T. VIII. 1872.
Id. *Ueber die mechan. Aufnahme der Narungsmittel in der Darmschleimhaut.* Freiburger Festschrift zur 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte. 1883.
A. Wölfler. *Ueber die Entwicklung der Schilddrüse.* Berlin 1880.

CHAPITRE SEPTIÈME

ORGANES DE LA RESPIRATION

Les organes de la respiration des Vertébrés, par leur situation et leur développement, ont les rapports les plus étroits avec le *tube digestif;* ils se divisent en BRANCHIES et POUMONS. Les premiers, phylétiquement les plus anciens, servent à la respiration des animaux qui vivent dans l'eau; ils sont situés dans la région de l'*intestin buccal primitif*, c'est-à-dire dans la région des *arcs viscéraux* ou *branchiaux*. Les poumons sont des *diverticules sacciformes, pairs, de l'intestin antérieur*, qui sont placés dans la cavité du corps et qui président à la respiration dans l'air. Il est possible qu'au point de vue phylogénique les poumons représentent la *paire postérieure de sacs branchiaux*, qui ne s'ouvre plus à l'extérieur, mais qui s'est accrue et est venue se loger dans le cœlome.

Ces deux appareils peuvent se développer côte à côte dans le même animal, mais, sauf dans quelques rares exceptions *(Dipnoïques* et peut-être la *Sirène* parmi les Ichthyoïdes), l'un deux seul entre en fonction, de sorte que physiologiquement ils s'excluent l'un l'autre. Le facteur déterminant dans ce cas c'est l'*appareil circulatoire*, car la respiration n'est possible que lorsque des vaisseaux *veineux*, c'est-à-dire renfermant du sang chargé d'acide carbonique, se trouvent de telle sorte en contact avec le milieu ambiant que le sang puisse abandonner ce gaz et, après s'être chargé d'oxygène, être ramené dans le corps par un *système artériel.*

Tant que ces conditions pour l'oxydation du sang ne sont pas remplies, on ne peut dire qu'il existe un organe respiratoire. C'est le cas pour la VESSIE NATATOIRE des Poissons, dont le développement est exactement le même que celui du poumon, c'est-à-dire qu'elle est formée par un diverticule de l'intestin antérieur, mais qui ne présente jamais une disposition de l'appareil circulatoire permettant la respiration. Elle ne reçoit que du *sang artériel* de l'aorte et il en sort du *sang veineux*. Par conséquent elle représente un poumon au point de vue *morphologique*, mais non pas au point de vue *physiologique*.

I

Branchies.

Les branchies représentent, comme nous l'avons répété à plusieurs reprises, deux *rangées symétriques de diverticules de l'intestin antérieur*

primitif, placés les uns derrière les autres, destinés à augmenter l'étendue de la surface respiratoire, et qui, dans le cours du développement, finissent par communiquer directement avec l'extérieur par des orifices percés dans la peau. De la sorte se trouve établie une issue pour l'eau qui pénètre dans la bouche; et, pour que l'absorption de l'oxygène que celle-ci renferme soit assurée de la manière la plus complète possible, autour de ces orifices se développent des appendices lamelleux ou filiformes très vasculaires, c'est-à-dire des *branchies*. Suivant leur position, celles-ci se distinguent en *branchies internes* et *branchies externes*.

Les Poissons possèdent des branchies qui fonctionnent pendant toute la vie; chez les *Amphibiens*, c'est le cas seulement pour un petit nombre d'espèces, qui constituent le groupe des Ichthyoïdes; tous les autres passent pendant le jeune âge par un stade où la respiration est branchiale; plus tard ils respirent tous par les poumons, de sorte que l'étude de cette classe d'animaux nous fournit un tableau remarquable du développement phylogénique par lequel ont passé jadis tous les Vertébrés supérieurs.

La présence de branchies *capables de fonctionner* cesse pour toujours avec le groupe des Amphibiens. Ce qui montre bien quel puissant facteur la respiration branchiale est pour l'organisation du corps et pendant quelles périodes incommensurables de temps elle a duré, c'est la présence jusque dans les formes animales les plus élevées, jusque chez les Mammifères, de *sacs branchiaux*, de *sillons branchiaux* (1) et d'*arcs branchiaux*, *ainsi que la disposition spéciale du système vasculaire*. On peut dire avec pleine certitude que les *Amniotes ont dû passer dans leur développement ancestral par une phase où ils respiraient par des branchies*.

Nous avons déjà parlé dans les chapitres relatifs au squelette céphalique et à l'organe de l'ouïe du changement de fonction que leur squelette branchial a subi en partie à partir de la fin de ce stade.

Chez les *Chéloniens*, les *Sauriens* (2), les *Ophidiens* et les *Oiseaux*, l'embryon présente encore l'ébauche de *cinq sacs branchiaux*, mais parfois, par exemple chez les *Lacerta*, les trois antérieurs seuls présentent un orifice externe, le quatrième exceptionnellement et le cinquième jamais. Il en est de même chez les *Oiseaux*, où d'ailleurs ce n'est qu'exceptionnellement que le troisième s'ouvre à l'extérieur, tandis que ce n'est jamais le cas pour le quatrième et le cinquième (qui n'existe pas toujours) (van Bemmelen). Chez les *Mammifères*, les sacs branchiaux postérieurs ont un caractère tout à fait rudimentaire; l'appareil branchial des *Anamniens* nous présente des faits du même ordre. *On observe ainsi dans le cours de la phylogénie, aussi bien que dans le cours de l'ontogénie, une réduction progressive* d'arrière en avant des *fentes et des arcs branchiaux*.

(1) L'expression de *sillons branchiaux* s'applique à l'*Homme* et à beaucoup de *Mammifères;* car chez eux il ne se forme plus de fentes qui font communiquer l'ectoderme et l'entoderme. On les trouve cependant encore exceptionnellement dans les embryons de Bœuf et de Mouton.

(2) Le *Lacerta vivipara* présente encore l'ébauche d'une *sixième* fente branchiale.

Poissons.

Chez l'Amphioxus la cavité branchiale est séparée de la cavité buccale par un repli de la muqueuse, dans lequel se développe un muscle. La chambre respiratoire est soutenue par de nombreuses baguettes élastiques, sur lesquelles s'insèrent des muscles. Elle s'étend en arrière

Fig. 238.

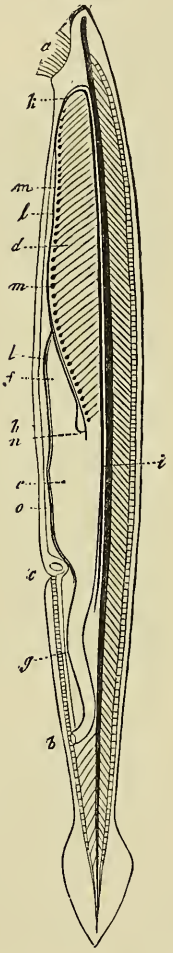


Fig. 239.

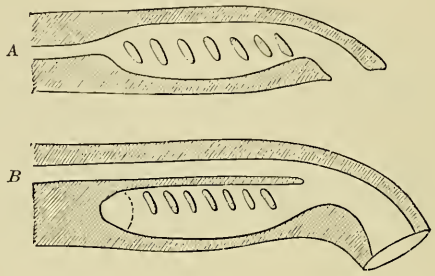


Fig. 240.

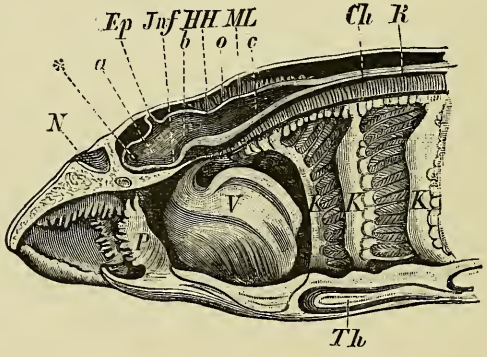


Fig. 238. — *Amphioxus lanceobatus*, grossi deux fois et demi. Emprunté à Gegenbaur d'après Quatrefages.

a, bouche entourée de cirres ; *b*, anus ; *c*, pore branchial ; *d*, sac branchial ; *e*, portion gastrique de l'intestin ; *f*, cul-de-sac ; *g*, intestin terminal ; *h*, cavité générale du corps ; *i*, corde dorsale et au-dessous l'aorte ; *k*, arcs aortiques ; *l*, cœur aortique ; *m*, renflement des artères branchiales ; *n*, cœur de la veine cave ; *o*, cœur de la veine porte.

Fig. 239. — Coupe longitudinale schématique de la tête de l'*Ammocète* (*A*) et de la tête du *Petromyzon* (*B*).

Fig. 240. — Coupe longitudinale de la tête de l'*Ammocète*.

V, voile ; *P*, papilles de la muqueuse ; *K*, *K*, *K*, les trois branchies antérieures ; *Th*, glande thyroïde (gouttière hypobranchiale) ; *N*, sac nasal ; * orifice de communication de la cavité du cerveau antérieur (*a*) avec la cavité du bulbe olfactif ; *Ep*, épiphyse ; *Inf*, infundibulum ; *HH*, cerveau postérieur ; *ML*, moelle allongée ; *b*, *c*, cavités de ces parties de l'encéphale ; *o*, cavité sus-arachnoïdienne ; *Ch*, corde dorsale ; *R*, moelle épinière.

presque jusqu'au milieu du corps. Dans une certaine période du développement 80 à 100 fentes branchiales s'ouvrent librement à l'extérieur ; plus tard elles sont recouvertes par deux replis cutanés latéraux, qui limitent un *espace péribranchial*. L'eau qui a été aspirée, passe dans

cet espace péribranchial et est déversée au dehors à travers un orifice situé derrière le milieu du corps, appelé le *pore abdominal* ou plus exactement le *pore branchial* (voy. le chapitre qui traite des *pores abdominaux*) (fig. 238).

Cette extension de l'appareil branchial sur une région très étendue du corps, qui est un reste d'une disposition ancestrale, est déjà considérablement moindre chez les Cyclostomes.

Considérons d'abord l'*Ammocète*. Chez cet animal l'œsophage est le *prolongement postérieur direct* de la cavité branchiale (fig. 239 A). A son origine il présente un repli musculaire de la muqueuse, le *velum* ou *voile buccal* (fig. 240, *V*). Les *sept* fentes branchiales munies de replis foliacés de la muqueuse, qui existent chez l'*Ammocète* (1), persistent chez le *Petro-*

Fig. 241.

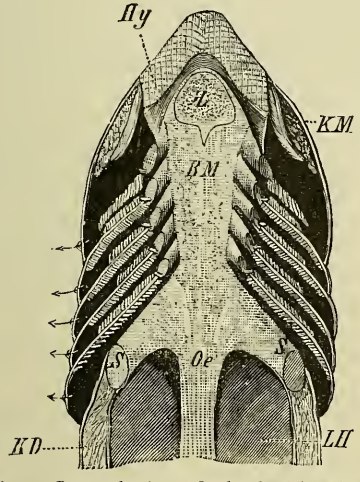


Fig. 242

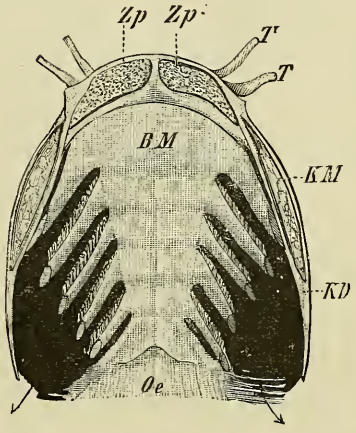


Fig. 241. — Coupe horizontale demi-schématique de la tête d'un *Sélacien*, montrant le plancher de la cavité buccale.

KM, muscles de la mâchoire; *Z*, langue; *Zy*, arc hyoïdien coupé; en arrière les cinq vraies branchies également coupées; *BM*, muqueuse buccale; *Oe*, œsophage; *S*, *S*, ceinture scapulaire coupée; *LH*, cavité du corps. Les flèches indiquent les orifices des cinq sacs branchiaux.

Fig. 242. — Coupe horizontale demi-schématique de la tête du *Silurus glanis*.

T, *T*, tentacules; *Zp*, *Zp*^{1}, plaque de dents de la mâchoire inférieure; *BM*, muqueuse buccale; *Oe*, œsophage; *KM*, muscles des mâchoires; *KD*, opercule, derrière lequel est situé la cavité branchiale commune.

myzon, mais ici la cage branchiale se termine en cul-de-sac en arrière, tandis que le *tube intestinal* se prolonge en avant et forme une bouche disposée pour la succion. Par suite l'intestin buccal communique avec deux cavités, en dessous avec le sac branchial, en dessus avec l'œsophage (fig. 239 B).

Chez les *Pétromyzontes* les conduits branchiaux débouchent directement à l'extérieur; chez la *Myxine*, il n'en est plus de même; les conduits branchiaux externes sont devenus de longs tubes qui se *réunissent*

(1) Chez l'*Ammocète* il se développe primitivement *huit* paires de fentes branchiales, mais la première, qui chez les *Poissons supérieurs* devient *l'évent*, disparaît plus tard sans laisser de traces.

de chaque côté en un long canal commun. Ce dernier vient s'ouvrir très en arrière de l'appareil branchial, sur la face ventrale de l'animal.

A partir des Sélaciens, les branchies ont des *rapports étroits avec les arcs viscéraux*, c'est-à-dire qu'elles sont immédiatement placées sur le côté convexe de ces derniers sous forme de lamelles disposées comme les dents d'un peigne (fig. 241).

Elles sont soudées sur les deux faces des cloisons qui séparent les sacs branchiaux, de sorte que chaque cloison porte des lamelles branchiales sur la face antérieure et sur la face postérieure.

En général il existe chez les *Sélaciens cinq* fentes branchiales ; les *Notidanides* en possèdent encore *six* à *sept*, et comme l'*évent*, ainsi que certains diverticules sacciformes de la muqueuse, qui apparaissent chez les embryons des Sélaciens et des Raies sur la limite postérieure de l'appareil branchial (comp. les *corps sus-péricardiques* de van Bemmelen, dont il a été question à propos de la *glande thyroïde*), ont la même signification morphologique, il en résulte que jadis l'appareil branchial des *Sélaciens* présentait une étendue plus considérable.

Les sacs branchiaux des *Sélaciens* s'ouvrent séparément à l'extérieur, c'est-à-dire possèdent chacun un *orifice distinct;* chez les Ganoïdes, au contraire, il n'existe pas de sacs branchiaux séparés les uns des autres. Les fentes branchiales internes (pharyngiennes) donnent entrée dans une *cavité branchiale commune*, qui est recouverte par l'*opercule* et par la *membrane branchiostège* (voy. le squelette céphalique), de telle sorte qu'il ne reste plus qu'*un seul orifice de sortie* (fig. 242).

En général les Téléostéens ne possèdent que *quatre arcs viscéraux portant des branchies*, et il en est de même de tous les *Ganoïdes* (1). Mais tous ces Poissons ont dû jadis posséder, comme les Sélaciens, un appareil branchial plus développé, c'est ce que prouve la présence pendant toute la vie chez plusieurs *Ganoïdes*, et pendant la période embryonnaire seulement chez les *Téléostéens*, d'une *pseudo-branchie* rudimentaire ou *branchie de l'évent* dans la région de l'os hyoïde ou de l'évent, ainsi que de la *branchie operculaire* située à la face inférieure et interne de l'opercule (*Acipenser*, *Lepidosteus*, *embryons de Téléostéens*). Cette

Chez plusieurs *Téléostéens*, particulièrement chez ceux qui vivent dans la vase (plusieurs *Siluroïdes*, *Clupéides*, *Labyrinthobranches* et *Characinides*), il se développe dans la partie postérieure de la cavité branchiale, en même temps que le squelette branchial subit les modifications les plus variées, certains appareils (diverticules sacciformes, lamelles, réseaux admirables, etc.) destinés à emmagasiner de l'eau et de l'*air*. Ces appareils fonctionnent comme des organes de respiration accessoires et permettent à ces Poissons de mener, au moins passagèrement, une *existence d'amphibie*, c'est-à-dire de *respirer temporairement dans l'air*.

(1) Chez les *Téléostéens* le nombre est souvent réduit à *trois* ou même à *deux*.

(2) La *pseudo-branchie* reçoit son sang du premier (antérieur) des arcs aortiques qui se développent chez les Téléostéens. F. Maurer a avec raison changé le nom d'artère hyoïdienne en celui d'artère *hyo-mandibulaire*. D'après cet auteur la pseudo-branchie est homologue à la branchie de l'évent des *Ganoïdes* et des *Sélaciens*.

dernière fonctionne encore ; quant à la première, le *sang* qui lui arrive est *artériel* et celui qui en sort est *veineux* (pseudo-branchie) (2).

Tous les Poissons supérieurs aux *Cyclostomes* respirent en introduisant de l'eau dans la cavité buccale et en l'expulsant à travers les branchies par les contractions de cette dernière. Dans ces mouvements ils soulèvent et abaissent les arcs branchiaux; ils les écartent les uns des autres dans l'inspiration et les rapprochent dans l'expiration.

Dipnoïques.

Comme leur nom l'indique, ils *respirent* suivant le milieu dans lequel ils se trouvent, tantôt par des *branchies*, tantôt par des *poumons*. Leur appareil branchial mérite tout particulièrement d'attirer l'attention, parce que chez le *Protopterus* (fig. 67, *K*) il existe, outre les *branchies internes* situées sur les arcs viscéraux, et qui sont comme chez les Poissons des formations entodermiques, des *branchies externes*. Ces dernières sont disposées par groupes de trois sur la limite postérieure et supérieure de la ceinture scapulaire, à laquelle elles sont fixées par du tissu conjonctif et par des vaisseaux qui viennent des deuxième, troisième et quatrième arcs aortiques. On trouve aussi chez les *Sélaciens*, le *Polyptère* et le *Cobitis*, pendant le premier âge, des filaments branchiaux externes destinés à résorber le vitellus, et qui, par conséquent, servent à la nutrition de l'animal (1).

De même que chez les *Ganoïdes* et les *Téléostéens*, il n'existe également chez les *Dipnoïques* qu'un seul orifice externe recouvert par un *opercule* (d'ailleurs rudimentaire).

Les branchies du *Ceratodus* ont une conformation qui se rapproche de celle des branchies des *Téléostéens*. Des cinq arcs branchiaux, *quatre* portent des branchies complètes. La quatrième branchie est fixée à la face interne de la ceinture scapulaire. L'hyoïde porte une *pseudo-branchie*. Le *Ceratodus* présente de chaque côté deux orifices branchiaux externes.

Chez le *Protopterus* le premier arc ne porte qu'une *pseudo-branchie*, le deuxième et le troisième sont dépourvus de branchies, le quatrième, le cinquième et le sixième sont garnis chacun d'une double rangée de lamelles branchiales.

Amphibiens.

Dans toutes les larves d'Urodèles et dans les Ichthyoïdes, chez lesquels apparaît encore l'ébauche de cinq fentes branchiales, dont la postérieure ne se développe jamais complètement et reste toujours fermée, il existe trois houppes branchiales conjonctives situées l'une au-dessus de l'autre, dont la taille diminue de haut en bas, qui font saillie à la surface de la peau et qui ne présentent dans leur intérieur aucun cartilage. Elles se développent sur les côtés du cou aux dépens de l'ectoderme, sous forme

(1) Chez les *Sélaciens*, les filaments branchiaux externes sont toujours situés au fond des fentes branchiales, et par conséquent *sont d'origine entodermique;* ils ne sont pas homologues aux franges branchiales des *Amphibiens*, dont il sera question plus loin, qui dérivent de l'*ectoderme*. Quant aux *Dipnoïques*, leurs homologies ne sont pas connues.

de petits tubercules (1); ceux-ci deviennent bientôt lobés, digités, et plus tard ont les bords divisés en lamelles, en houppes, en franges, ou présentent des arborisations délicates. Bref, ils offrent les dispositions les plus variées, qui ont toutes pour but l'*accroissement de la surface respiratoire*. Ils sont situés sur l'extrémité postérieure (externe) des *trois arcs branchiaux antérieurs*, et, comme chez les Poissons, en rapport avec une musculature compliquée. Ils sont recouverts d'un épithélium vibratile destiné à assurer *le renouvellement constant du milieu ambiant*.

Chez l'*Axolotl* et les *larves des Salamandrines* il existe *quatre* fentes branchiales internes dans la paroi du pharynx; chez le *Proteus* et le *Menobranchus*, *deux* seule-

Fig. 243. — Branchies externes d'*Urodèles*. A, *Siren lacertina*. B, *Siredon pisciformis*. C, *Larve de Salamandra atra*. (Cette dernière figure d'après M. VON CHAUVIN.)

ment. Les premiers présentent donc une disposition primitive; chez les autres il y a réduction. A la surface de la peau il n'y a jamais qu'un seul orifice, recouvert par un repli cutané disposé comme un opercule.

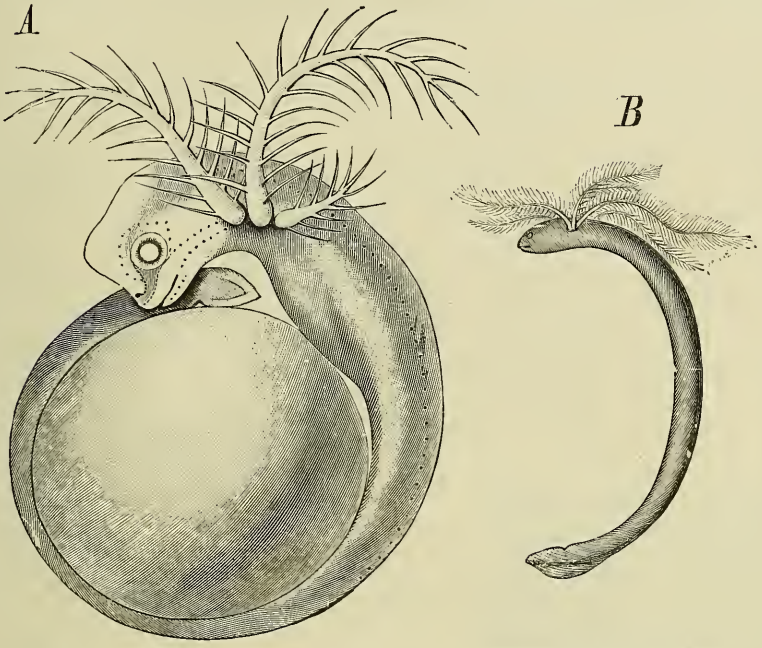
Chez les *Dérotrèmes* les branchies disparaissent complètement, mais il persiste un orifice branchial situé entre le troisième et le quatrième arc branchial.

Les branchies *externes*, qui existent au début chez les ANOURES, disparaissent de bonne heure et sont remplacées par des branchies *internes* qui ont une conformation différente. L'orifice respiratoire externe est en même temps refoulé de plus en plus sur la face ventrale, et va se confondre soit sur la ligne médiane, soit près d'elle, avec celui du côté opposé.

Il existe chez les jeunes *Anoures*, de même que dans les *larves des Salamandres* et dans l'*Axolotl*, un *repli operculaire*, qui recouvre en

(1) Très probablement les branchies secondaires internes (voy. plus bas) des *Anoures* sont également d'origine ectodermique. Dans ce cas, à l'opposé des Poissons, où l'origine entodermique des branchies indique une *respiration intestinale*, la *respiration* serait *cutanée* tout comme dans le cas des branchies externes (F. Maurer).

partie les orifices branchiaux externes. Ce repli ne renferme jamais de



244. — A et B, branchies externes d'*Epicrium glutinosum* (d'après SARASIN).

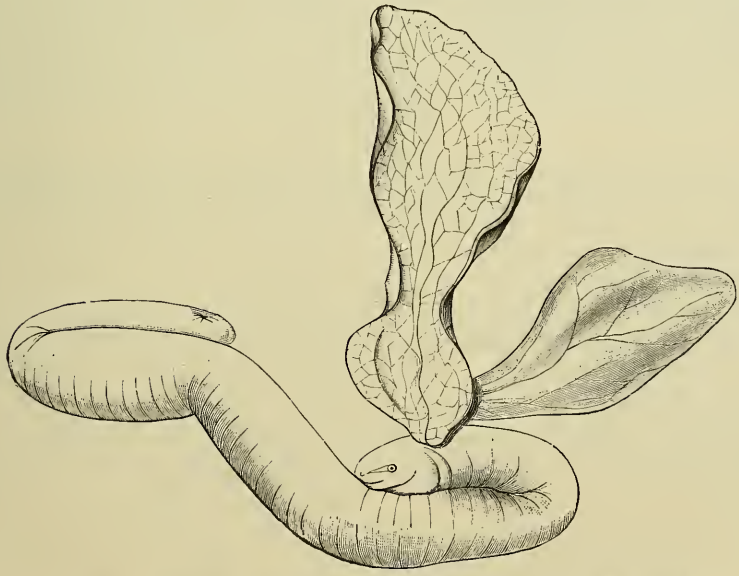


Fig. 245. — Branchies externes de *Coecilia compressicauda* (d'après SARASIN).

pièces cartilagineuses ou osseuses; il est toujours formé uniquement par du tissu conjonctif, recouvert par la peau.

Les branchies présentent à un certain moment chez les très jeunes *larves de Grenouilles* une disposition qui correspond à l'appareil branchial permanent des *Urodèles*. Cette ressemblance consiste non seulement dans la similitude et l'arrangement des branchies externes sur les trois arcs branchiaux antérieurs, mais aussi dans la disposition des vaisseaux sanguins. La seule différence est que, chez les *Anoures*, les arcs aortiques primaires se développent quelque temps avant les artères branchiales secondaires, tandis que leur développement est simultané chez les *Urodèles*. Cette légère différence n'empêche pas que dans ces deux groupes l'appareil branchial ne soit homologue.

Pendant la métamorphose l'orifice branchial externe se ferme complètement ; il est recouvert par la peau du repli operculaire, et c'est là ce qui détermine les modifications dans l'appareil circulatoire, dont nous nous occuperons plus loin, lorsqu'il sera question de cet appareil.

Les *branchies externes* des *Amphibiens* peuvent subir dans leur forme les modifications les plus variées ; l'*adaptation* joue ici un grand rôle.

La figure 243 C montre quelle longueur elles peuvent atteindre dans la larve de la *Salamandra atra* (vivipare). Chez certains *Gymnophiones*, par exemple chez l'*Epicrium glutinosum*, elles sont aussi pennées (Sarasin) ; chez d'autres au contraire, comme la *Coecilia compressicauda*, il se développe deux grands lobes, qui font saillie derrière la tête, sur lesquels les vaisseaux se ramifient, et qui, dans leur position naturelle, entourent le corps comme un manteau (fig. 244, 245).

On trouve également chez les *Anoures* des modifications intéressantes de la forme ordinaire des branchies. C'est ainsi que chez les *Notodelphys* les branchies ont la forme de *cloches* très vasculaires, unies aux arcs branchiaux par un pédoncule creux.

Outre les organes respiratoires proprement dits, il existe encore chez certains Amphibiens ou chez leurs larves d'autres organes qui remplissent la même fonction. C'est ainsi que dans l'embryon de l'*Hylodes martinicensis* (Grenouille des Antilles), dont le développement tout entier a lieu dans l'œuf, la large queue joue le rôle d'organe respiratoire (1).

Chez la *Rana opisthodon* (qui habite les îles Salomon), où le développement tout entier a lieu, comme chez l'*Hylodes martinicensis*, dans l'œuf, neuf replis de la peau, disposés de chaque côté en rangées transversales sur le ventre, servent d'organes respiratoires.

(1) Chez le *Pipa* il existe des dispositions semblables. On a prétendu qu'il en est de même chez le *Protopterus* pendant son sommeil estival. J'ai eu occasion récemment de retirer *près de cent individus vivants* de leur enveloppe vaseuse et d'étudier leurs mœurs, et cela me paraît très douteux. La queue paraissait quelquefois, il est vrai, légèrement rouge, mais cela ne se représentait pas dans tous les individus, et je n'ai jamais vu une coloration aussi intense que celle que j'avais observée en 1887 sur deux individus.

Un de mes élèves, W. N. Parker, a constaté que le *Protopterus*, avant d'entrer dans la période du sommeil estival, forme en aspirant la sécrétion cutanée qui l'entoure un *petit tube, qu'il tient entre les lèvres comme une pipe* et qui permet ainsi l'accès de l'air atmosphérique.

II

Vessie natatoire et Poumons.

1. Vessie natatoire.

La vessie natatoire et les poumons ont, comme je l'ai déjà dit, le même mode de développement et ils ne diffèrent morphologiquement que parce que les poumons dérivent sans exception de la face *ventrale* de l'intestin antérieur primaire, tandis que ce n'est qu'exceptionnellement le cas pour la vessie natatoire (*Polypterus*, *Érythrines*), qui provient d'ordinaire de la face dorsale. Le canal qui réunit la vessie à l'intestin antérieur (*canal aérien*) tantôt reste ouvert pendant toute la vie, par exemple chez les *Ganoïdes* et beaucoup de *Téléostéens* (*Physostomes*), tantôt, comme chez d'autres Téléostéens (*Physoclystes*), s'oblitère plus tard et se transforme en un cordon fibreux plein. Dans ce dernier cas l'air extérieur ne peut naturellement pas pénétrer dans la vessie, et il doit y avoir excrétion de gaz par la paroi elle-même.

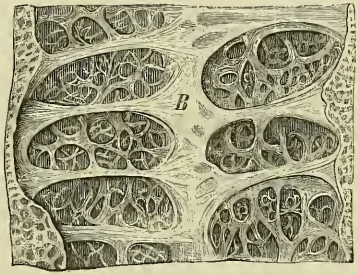


Fig. 246. — Face interne de la vessie natatoire du *Lepidosteus* avec le système de trabécules. *B*, ruban fibreux longitudinal.

La vessie natatoire est toujours située derrière le péritoine, dans la partie supérieure de la cavité viscérale entre la colonne vertébrale (ou l'aorte et l'appareil génito-urinaire) et le canal intestinal. C'est un sac pair ou impair, à parois conjonctives, élastiques et musculaires, qui a souvent une longueur égale à celle de la cavité viscérale tout entière.

Ses deux moitiés peuvent présenter un développement symétrique ou asymétrique; dans d'autres cas (*certains Téléostéens*) la vessie est impaire, mais elle est divisée par des étranglements en plusieurs portions placées les unes derrière les autres; enfin, elle peut présenter des diverticules plus ou moins nombreux.

Sa face interne est tantôt lisse, tantôt réticulée, spongieuse par suite de la présence d'un système de trabécules plus ou moins complexe. Cette structure rappelle involontairement celle du poumon des *Dipnoïques* et des *Amphibiens* (fig. 246).

Quant aux connexions qui existent chez certaines espèces entre la vessie natatoire et l'organe de l'ouïe, nous en avons déjà parlé plus haut.

Par suite de la disposition des vaisseaux, il entre dans la vessie natatoire du sang *artériel* et il en sort du sang *veineux;* celle-ci ne repré-

sente donc pas un appareil respiratoire, mais un *appareil hydrostatique*, qui permet à l'animal de s'élever ou de s'enfoncer dans l'eau (1).

2. Poumons.

Les poumons se développent derrière les diverticules sacciformes que nous avons étudiés plus haut et qui constituent les *fentes branchiales* ou *fentes pharyngiennes*.

A l'endroit où doivent se développer les poumons, immédiatement en arrière du cinquième ou du sixième arc aortique, l'intestin antérieur

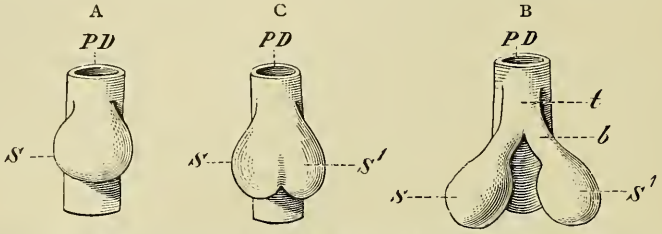


Fig. 247. — A, B, C, schémas du développement des poumons.
PD, tube intestinal primitif; *S*,*S*', sac pulmonaire primitivement impair, plus tard pair; *t*, trachée *b*, bronche.

est comprimé latéralement et présente à droite et à gauche un repli longitudinal qui le divise en deux parties, l'une dorsale, l'autre ventrale.

Sur cette dernière apparaît, à l'extrémité postérieure, un diverticule sacciforme impair qui, au début, communique avec la cavité de l'intestin par un long orifice.

Bientôt ce petit sac pulmonaire primitif se divise par un sillon longitudinal en deux moitiés latérales, qui deviennent de plus en plus distinctes de bas en haut, c'est-à-dire dans la direction de la bouche et qui se séparent de plus en plus du tube intestinal (fig. 247). Dans un stade plus avancé on distingue de chaque côté un SAC PULMONAIRE *proprement dit* et une partie rétrécie tubuleuse, la BRONCHE primitive ; les deux bronches débouchent dans la TRACHÉE encore très courte. A la partie supérieure de celle-ci, c'est-à-dire au point où l'arbre respiratoire se détache du tube intestinal, se développe le LARYNX.

Il en résulte que le sac pulmonaire proprement dit est la partie phylétiquement la plus ancienne, et que les bronches, la trachée et le larynx ne sont que des acquisitions postérieures. Cette proposition se trouve aussi confirmée par l'anatomie comparée.

Les deux feuillets qui constituent la paroi du canal intestinal, c'est-à-dire le *mésoderme* et l'*entoderme*, prennent part à la formation du poumon ; le dernier joue le rôle principal dans les premières phases du développement. Il donne naissance à des diverticules creux et à des bour-

(1) L'*Amphioxus* et les *Cyclostomes* sont entièrement dépourvus de vessie natatoire et il n'est pas encore certain que le petit diverticule de la paroi dorsale de l'œsophage chez les *Sélaciens* en représente les vestiges.

geons, qui s'enfoncent dans le tissu mésodermique environnant, très vasculaire, constitué par de la substance conjonctive et par des muscles, et qui en s'accroissant et se multipliant de plus en plus finissent par former une arborisation de canaux creux, c'est-à-dire des *bronches* de *deuxième*, de *troisième ordre*, etc., à extrémités renflées en massue (*infundibulums* et *alvéoles*).

L'épithélium qui tapisse la face interne des bronches est garni de *cils*.

De cette façon se trouve considérablement accrue, principalement chez les Vertébrés supérieurs, l'étendue de la surface respiratoire, c'est-à-dire qu'il en résulte une *augmentation dans la capacité fonctionnelle du poumon*. Le perfectionnement, que l'on observe dans la série des Vertébrés, a son parallèle dans l'ontogénie, et il en est de même dans le cas où le poumon est divisé en LOBES, disposition que l'on doit toujours considérer comme acquise secondairement, bien qu'elle se manifeste de bonne heure dans le développement individuel.

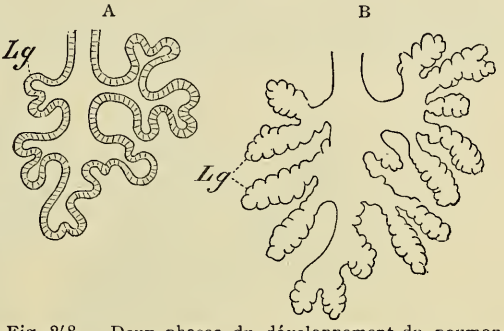


Fig. 248. — Deux phases du développement du poumon des *Mammifères*. A, phase précoce ; B, phase plus avancée.
Lg, désigne en A les vésicules pulmonaires primaires, en B les vésicules pulmonaires secondaires.

Dans ce qui va suivre nous traiterons successivement des *voies aériennes*, c'est-à-dire le *larynx*, la *trachée* et les *bronches*, et des *poumons proprement dits*.

Voies aériennes.

Les voies aériennes, tantôt sont formées seulement par du *tissu conjonctif*, des *fibres musculaires* et des *fibres élastiques*, tantôt il s'y ajoute, et c'est généralement le cas, des *éléments cartilagineux*, c'est-à-dire une charpente solide, qui par son élasticité maintient béant l'ensemble du système de canaux. Les parties cartilagineuses sont beaucoup plus développées dans le *larynx*, et constituent en ce point un cadre sur lequel sont tendues des membranes vibrantes, les CORDES VOCALES.

Les *cartilages qui forment la charpente du larynx* sont, comme je l'ai déjà signalé dans la première édition de mon *Traité d'Anatomie comparée des Vertébrés*, *les éléments hyalins phylétiquement les plus anciens de l'appareil respiratoire tout entier. Les éléments cartilagineux de la* TRACHÉE *et des* BRONCHES, *qui représentent des formations plus récentes, se sont manifestement développés par suite de l'allongement progressif des voies respiratoires et de la nécessité, qui en est résultée, de les maintenir béantes.*

La longueur des voies aériennes est en général en rapport avec la longueur du cou ; mais cette proportion n'est pas absolue, comme le

montrent certains *Ichthyoïdes* et *Dérotrèmes*, les *Gymnophiones* et plusieurs *Reptiles*. D'ailleurs les phénomènes d'accroissement, l'allongement en arrière des poumons à partir de leur point d'origine, jouent ici le principal rôle.

Dipnoïques et Amphibiens.

Chez les Dipnoïques il ne se développe pas encore de cartilage hyalin dans le larynx, mais il existe déjà un muscle volumineux à fibres radiées, qui s'est différencié des muscles du pharynx et qui agit comme *dilatateur*. Il n'y a pas de *sphincter;* il est remplacé par un *repli annulaire* formé par des fibres élastiques. L'orifice en forme de fente du larynx donne entrée dans une courte cavité sacciforme, à laquelle font

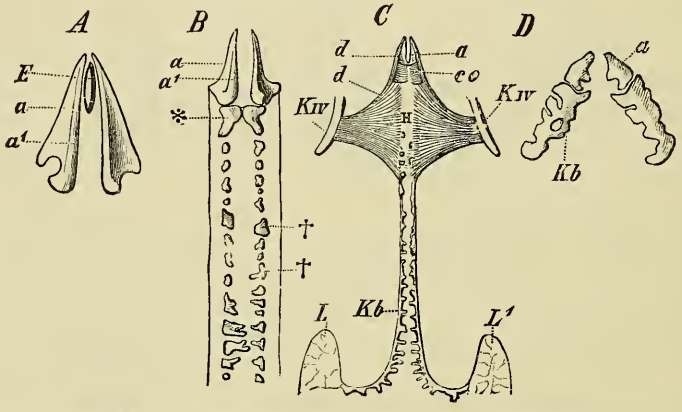


Fig. 249. — Larynx et charpente de la trachée des *Urodèles*.
A, *Menobranchus*. B, *Siren Lacertina*. C, *Amphiuma*. D, *Salamandra maculosa*.
a, Lamelle cartilagineuse limitant l'orifice du larynx (*E*); a^1, bande musculaire sur son bord interne; * cartilage, que l'on doit considérer comme le précurseur du cartilage cricoïde des Vertébrés supérieurs ; ††, éléments cartilagineux dans la trachée de la Siren qui, chez l'Amphiuma et la Salamandra, se sont déjà réunis et forment des rubans cartilagineux (*Kb*); *KIV*, quatrième arc branchial, sur lequel le muscle dilatateur de la trachée prend son origine (*d*); celui-ci vient former de chaque côté dans la paroi de la trachée une membrane aponévrotique (*H*); ses fibres antérieures (le *d* antérieur de la figure C) s'insèrent sur le cartilage *a*, de sorte qu'il fonctionne aussi comme dilatateur du larynx; *co*, muscle constricteur du larynx ; L,L^1, poumons.

suite les poumons. Il n'existe donc pas de voies aériennes proprement dites, et il en est de même chez le Proteus et chez le Menobranchus. Mais ici se montre déjà un perfectionnement qui consiste dans la présence d'un petit *cartilage* pair et d'un *sphincter* outre le *dilatateur*. *De la sorte se trouve ébauchée la forme typique du larynx de tous les Vertébrés supérieurs.*

Toutes les *Salamandrines* présentent la même conformation que le *Proteus* et le *Menobranchus;* mais chez le *Siren*, l'*Amphiuma* et les *Gymnophiones* apparaît déjà une trachée soutenue par un grand nombre de cartilages hyalins et dont la longueur peut atteindre 4 à 5 centimètres ou davantage (fig. 249). Chez tous il existe deux cartilages volumineux qui limitent l'entrée du larynx et que font mouvoir un muscle dilatateur et un sphincter.

Cette disposition encore très primitive se modifie chez les Anoures ; chez eux le larynx présente un degré de développement relativement élevé ; il se différencie une véritable caisse vocale. De nombreux muscles s'insèrent sur cette caisse ; en outre elle renferme des membranes vibrantes. Aussi cet appareil réunit-il pour la première fois les conditions nécessaires à la production de la *voix* (1). Cette dernière est d'ailleurs renforcée par des *poches vocales* (*résonnateurs*) formées par des diverticules du plancher de la bouche et recouvertes par le muscle *mylo-hyoïdien*. Tantôt ces poches sont au nombre de deux (*Rana*), tantôt il n'en existe qu'une seule (*Hyla*).

Quant à la charpente cartilagineuse de cet appareil, elle est enchâssée entre les cornes postérieures de l'os hyoïde comme entre les

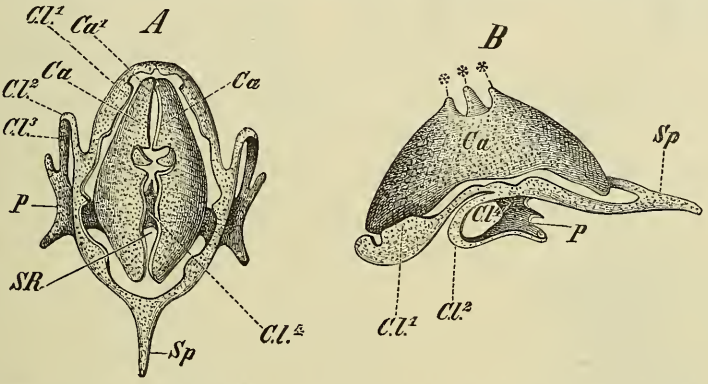


Fig. 250. — Charpente cartilagineuse du larynx de la *Rana esculenta* ; A, vue de face ; B, vue latéralement.
Ca, Ca, cartilage aryténoïde ; *Cl¹*, *Cl²*, *Cl³*, *Cl⁴*, cartilage cricoïde ; *Sp*, son prolongement pointu ; *p*, partie élargie en lamelle de la portion ventrale du cartilage cricoïde ; *SR*, glotte ; ***, trois saillies dentiformes des cartilages aryténoïdes.

deux branches d'une fourche. Elle est composée de deux pièces, situées l'une à droite, l'autre à gauche de l'orifice, qui ressemblent aux deux moitiés d'une coquille (fig. 250, *Ca*), et d'une pièce impaire annulaire munie de prolongements recourbés qui entourent chacun la racine d'un poumon (fig. 250, *Cl*¹-*Cl*⁴). Les premières correspondent aux *cartilages aryténoïdes*, la seconde au *cartilage cricoïde* des Vertébrés supérieurs. Elles sont unies ensemble par du tissu fibreux ; la première porte sur sa face interne concave les cordes vocales.

Reptiles.

Le larynx renferme aussi dans ce groupe deux *cartilages aryténoïdes*, qui sont mus par des muscles, et un *cartilage cricoïde* annulaire, qui en représente pour ainsi dire la base (fig. 251, *Ar*, *Cc*).

Nous ne rencontrons donc pas ici de perfectionnement important, et

(1) Les sons qu'émettent les *Urodèles*, ainsi que le *Protopterus* quand on le trouble pendant la période de sommeil estival, peuvent à peine être comparés avec la voix des Anoures.

au contraire même, en ce qui concerne la *musculature*, il y aurait plutôt rétrogradation. A la place des nombreux muscles dilatateurs et constricteurs qui existent dans le larynx de la Grenouille, nous ne trouvons chez les Reptiles qu'un *seul dilatateur* et qu'un *seul sphincter* (fig. 251, *D*, *S*, S^1).

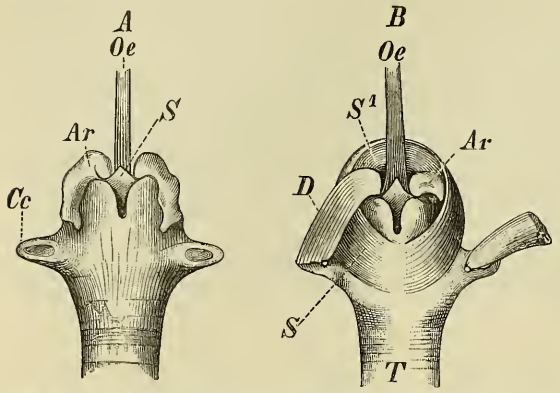


Fig. 251. — Larynx du *Phyllodactylus europaeus*. A, charpente du larynx. B, muscles du larynx.
Ar, cartilage aryténoïde ; *Cc*, cartilage cricoïde ; *S*, S^1, sphincter ; *D*, dilatateur ; *T*, trachée ; *Oe*, os entoglosse.

Une seule particularité mérite d'attirer particulièrement l'attention : ce sont les connexions que la charpente du larynx présente avec l'*appareil de l'hyoïde*, spécialement avec la face dorsale du corps de l'hyoïde. Chez les *Crocodiles* et les *Chéloniens*, par exemple, elle est enchâssée dans un enfoncement de celui-ci, ce qui rappelle les rapports du *cartilage cricoïde* avec le *cartilage thyroïde* chez les Mammifères.

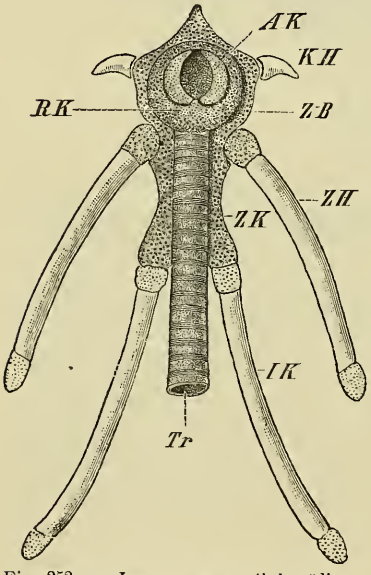


Fig. 252. — Larynx, appareil hyoïdien et appareil branchial de l'*Emys europaea*.
ZK, corps de l'hyoïde (copule), qui s'élargit en *ZB*, et qui porte le cartilage cricoïde *RK*, ainsi que le cartilage aryténoïde *AK* ; *KH*, petit s cornes de l'hyoïde ; *ZH*, grandes cornes de l'hyoïde ; *IK*, premier arc branchial ; *Tr*, trachée.

Tous les Reptiles possèdent une trachée longue, soutenue par des pièces cartilagineuses, qui n'ont pas toujours la forme d'anneaux complets. Les parois des bronches renferment aussi en général des éléments cartilagineux.

Chez les *Caméléons*, la muqueuse du larynx forme à la face ventrale un diverticule (*sac jugulaire*) qui peut se fermer passagèrement à l'aide d'un mécanisme particulier. Nous en reparlerons dans le paragraphe relatif aux poumons.

Oiseaux.

Chez ces animaux il existe deux larynx, un *larynx supérieur* et un *larynx inférieur*. Le premier est situé comme d'ordinaire derrière la langue sur le plancher de la cavité buccale ; il est homologue au larynx des autres Vertébrés, mais il *est incapable de produire aucun son*. Il est tout à fait rudimentaire et ne sert qu'à livrer passage à l'air nécessaire à la respiration.

Le *larynx inférieur* (*syrinx*) a une tout autre importance. Il est en général situé au point de jonction de la trachée avec les bronches, plus rarement à l'extrémité postérieure de la trachée ou sur les bronches mêmes. Il joue le rôle d'*appareil vocal* et *doit être considéré comme une acquisition secondaire particulière aux Oiseaux.*

Dans le premier cas, qui est le plus fréquent, c'est-à-dire lorsque le *larynx* est *broncho-trachéen*, l'union des anneaux supérieurs des bronches avec la trachée est mobile et il existe un système de muscles très compliqué, qui détermine la tension ou le relâchement de membranes vibrantes (*membrane tympaniforme interne*, *membrane tympaniforme externe*). L'extrémité inférieure de la trachée présente une modification spéciale ; elle constitue ce que l'on appelle le *tambour*. Le tambour est très développé chez les *Oiseaux aquatiques*, par exemple les *Canards* mâles; il forme une bulle osseuse, qui fonctionne comme *appareil résonnateur*.

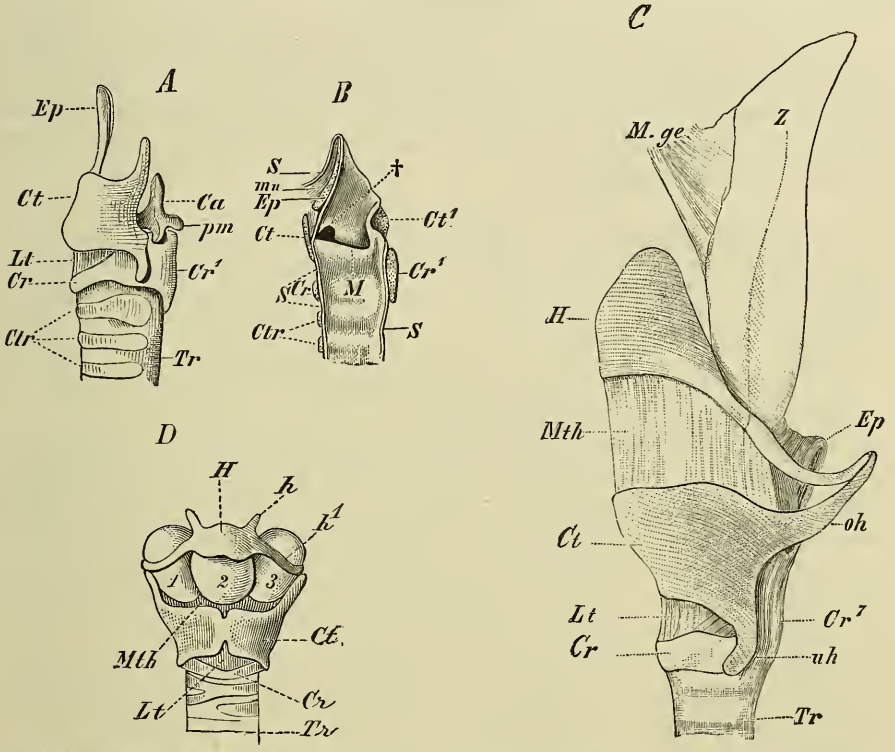


Fig. 253. — Larynx de différents *Mammifères*. A, Larynx du *Chevreuil* vu du côté gauche. B, Coupe longitudinale du larynx du *Renard*. C, Larynx du *Singe hurleur* (*Mycetes ursinus*) vu du côté gauche. D, Larynx du *Simia troglodytes*, vu de face (face inférieure).

Tr, trachée ; *Ctr*, anneaux cartilagineux de la trachée ; *S*, muqueuse de la trachée et de la langue ; *Cr*, *Cr*^{1}, cartilage cricoïde ; *Ct*, *Ct*^{1}, cartilage thyroïde ; *oh*, *uh*, sa corne supérieure et sa corne inférieure ; *Ca*, cartilage aryténoïde ; *pm*, son apophyse destinée à l'insertion de muscles ; *Ep*, épiglotte ; *H*, corps de l'os hyoïde ; *h*, petites cornes, et *h*^{1}, grandes cornes de l'os hyoïde ; *Lt*, ligament crico-thyroïdien ; *Mth*, ligament thyro-hyoïdien ; *M*, ventricule de Morgagni, qui présente en † un large diverticule ; *1*, *2*, *3*, les trois poches de résonance du Simia troglodytes ; *mu*, tissu sous-muqueux et muscles ; *M.ge*, muscle génio-glosse ; *Z*, langue.

La longueur de la trachée est excessivement variable chez les Oiseaux. Ses anneaux cartilagineux présentent une grande tendance à se calcifier. Dans beaucoup de cas, par exemple chez le *Cygne* et la *Grue*, la trachée est logée en grande partie dans l'intérieur du *bréchet;* elle y décrit une anse plus ou moins contournée, elle en ressort près du point où elle y est entrée et pénètre de là dans la cavité thoracique. Chez certains représentants de la famille des *Sturnidés* elle forme plusieurs anses en spirale entre la peau et les muscles thoraciques.

Mammifères.

Le larynx des Mammifères se distingue de celui des autres Vertébrés par trois caractères principaux : la *différenziation* très avancée *des muscles* avec prédominance constante du nombre des constricteurs sur celui des dilatateurs, la présence d'une *épiglotte* (1) et la présence d'un véritable *cartilage thyroïde.*

Ce tube, qui est plus long chez les *Cétodontes* que chez les *Baleines* et qui chez les premiers est presque perpendiculaire à l'axe longitudinal du larynx, est constitué de la façon suivante. L'épiglotte représente une gouttière profonde ouverte en dessus, dont les bords sont unis dans toute leur longueur avec les cartilages aryténoïdes par l'intermédiaire des ligaments ary-épiglottiques. On observe la même disposition dans les embryons de *Phocaena* et des *Marsupiaux.*

L'*épiglotte* sert à protéger l'entrée du larynx. Sa forme est très variable. Parfois même elle est atrophiée.

Le *cartilage thyroïde* se développe probablement dans le blastème du quatrième et du cinquième arc branchial; son ébauche est primitivement paire (*Monotrèmes*). Plus tard, dans les types supérieurs, il forme une capsule cartilagineuse qui entoure en dessous le reste de la charpente du larynx formée, comme on sait, à partir des *Reptiles* par le *cartilage cricoïde* et les *cartilages aryténoïdes*. Sur ces cartilages s'insèrent des muscles qui ont pour rôle de tendre les cordes vocales.

La muqueuse forme au-dessus des cordes vocales, tendues entre le cartilage thyroïde et les cartilages aryténoïdes, deux sinus appelés *ventricules de Morgagni*. Ces ventricules prennent un développement très considérable chez les *Anthropoïdes* et chez certains autres Singes; ils sont logés en partie dans le corps de l'os hyoïde énormément développé en forme de cloche et jouent le rôle de *résonnateurs* (fig. 253 D, *1*, *2*, *3*) (2).

Les replis de la muqueuse qui limitent en haut les ventricules de

(1) L'*épiglotte*, qui est produite par la chondrification de la sous-muqueuse, présente les formes les plus variables; elle peut être atrophiée (*Sirènes*) ou transformée en une longue pièce tubuleuse, qui constitue avec les cartilages aryténoïdes également allongés un cône saillant dans l'orifice postérieur des fosses nasales et par lequel passe l'air destiné à la respiration (*Cétacés*).

(2) Le *cartilage cricoïde* peut être incomplet en avant ou former un anneau complet; en arrière il est fréquemment beaucoup plus élevé et s'articule avec les cartilages aryténoïdes (fig. 253, *Cr*, *Cr*^{1}, *Ca*). L'extrémité supérieure de ces derniers porte souvent un petit cartilage, le *cartilage de Santorini*. Enfin il existe parfois un autre cartilage dans le repli ary-épiglottique (*cartilage de Wrisberg*). Ces deux cartilages se forment dans l'intérieur de la sous-muqueuse.

Morgagni portent le nom de *cordes vocales supérieures* ou de fausses cordes vocales. Elles n'existent pas chez tous les Mammifères.

Poumons proprement dits.

Dipnoïques.

Chez le *Ceratodus* les deux poumons se fusionnent de manière à ne former qu'un large sac unique sans trace de cloison. Chez les *autres Dipnoïques* la fusion n'a lieu que dans la partie antérieure; en arrière les deux poumons restent complètement séparés.

Les poumons ne sont recouverts par le péritoine que sur leur face ventrale; ils s'étendent dans toute la longueur de la cavité viscérale. La muqueuse présente à sa surface interne, comme celle de beaucoup de vessies natatoires (*Lepidosteus*), des plis et des réseaux.

Amphibiens.

Les poumons du *Menobranchus* et du *Proteus* offrent un degré de développement inférieur à celui des poumons des *Dipnoïques*. Leur face interne est en effet absolument lisse et présente par conséquent une étendue bien moins considérable. Ils ont la forme de sacs étroits, étranglés dans leur partie moyenne, de longueur inégale, qui chez le *Proteus* s'étendent beaucoup plus loin en arrière que chez le *Menobranchus*. Cette différence de longueur se rencontre aussi chez d'autres Amphibiens, par exemple chez l'*Amphiuma*, où les deux sacs pulmonaires cylindriques, comme d'ailleurs chez la *Sirène lacertine*, sont situés côte à côte et étroitement unis avec l'aorte. La surface pulmonaire présente ici un réseau saillant, qui correspond à la distribution des vaisseaux, et dont les mailles chez l'*Amphiuma* et surtout chez le *Menopoma* sont incomparablement plus nombreuses et plus petites que chez la *Sirène*.

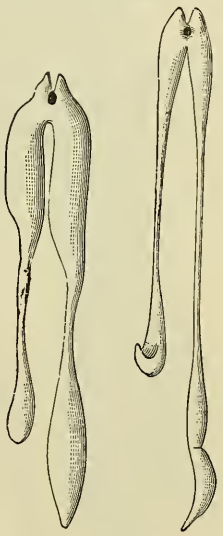


Fig. 254.—Poumons du *Proteus* (A) et du *Menobranchus* (B). L'orifice du poumon est indiqué par le point noir situé en avant.

Chez les *Salamandrines* les poumons s'étendent jusqu'au niveau de l'extrémité postérieure de l'estomac; ils sont en général régulièrement cylindriques et leur face interne est plus ou moins lisse. Chez les *Gymnophiones* ils ont la même forme; mais, tandis que le poumon droit est complètement développé et présente en dedans un riche réseau de trabécules, celui de gauche ne dépasse pas quelques millimètres de long; cette disposition s'observe aussi chez les *Serpents*, et dans tous les cas est corrélative de la forme allongée du corps.

Les poumons des *Anoures* sont des sacs elliptiques, spacieux, tout à fait symétriques. Leur surface interne, recouverte en partie par un épi-

thélium vibratile, offre un grand nombre de plis anastomosés entre eux, qui limitent des cavités celluleuses; leurs parois renferment de nombreuses fibres musculaires lisses.

Reptiles.

Ici, comme partout, la forme des poumons suit en général celle du

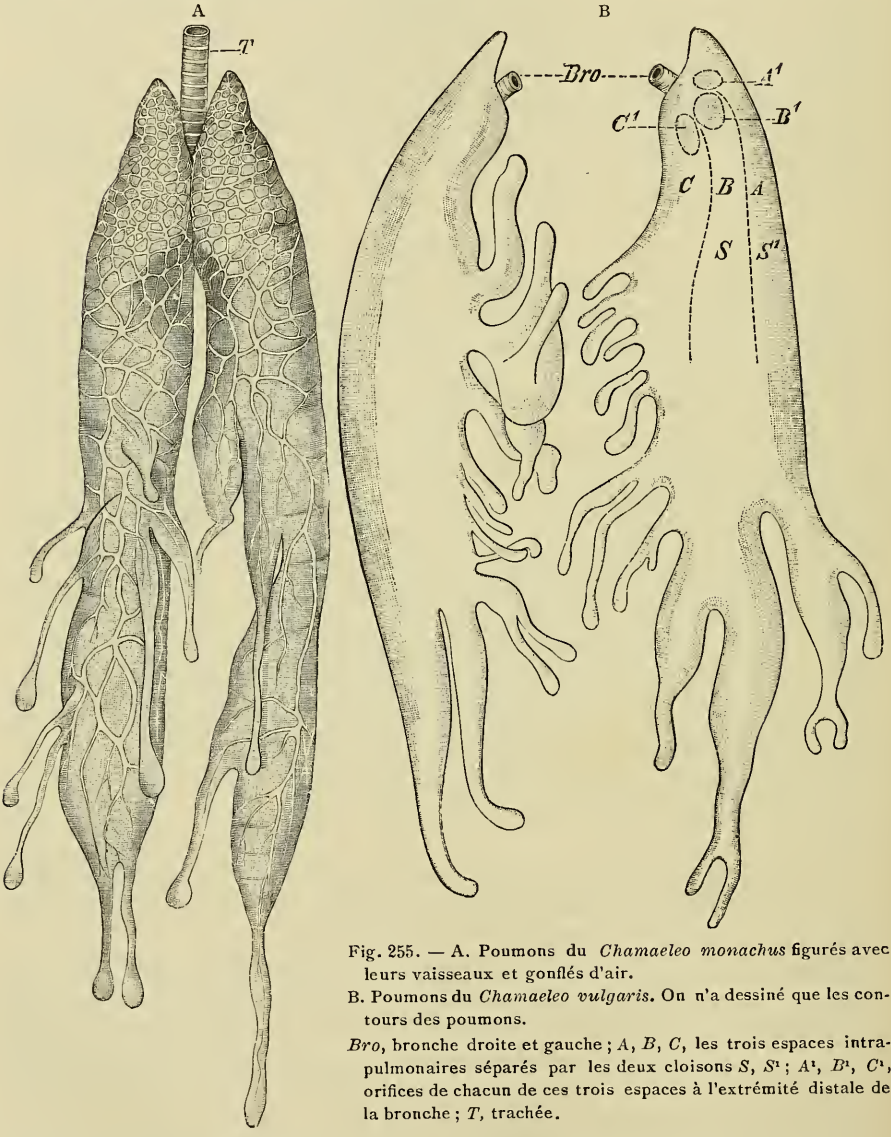


Fig. 255. — A. Poumons du *Chamaeleo monachus* figurés avec leurs vaisseaux et gonflés d'air.

B. Poumons du *Chamaeleo vulgaris*. On n'a dessiné que les contours des poumons.

Bro, bronche droite et gauche ; *A*, *B*, *C*, les trois espaces intrapulmonaires séparés par les deux cloisons *S*, S^1 ; A^1, B^1, C^1, orifices de chacun de ces trois espaces à l'extrémité distale de la bronche ; *T*, trachée.

corps, mais leur structure dans les types supérieurs, tels que les *Chéloniens* et les *Crocodiles*, est bien supérieure à celle des poumons des

Amphibiens. Cette supériorité se manifeste par l'*accroissement beaucoup plus considérable de la surface respiratoire ;* aussi. sauf chez les *Lacertiliens* qui *présentent encore une disposition très primitive*, nous voyons que ces organes au lieu d'offrir une cavité centrale spacieuse, sont traversés par un système bronchique arborescent, de sorte que l'ensemble a une structure tubuleuse, spongieuse (1). L'explication de cette différence de structure nous est donnée par les poumons des *Caméléons*.

Chez ces animaux la structure du poumon est tout à fait particulière. La partie antérieure est divisée par des cloisons en trois chambres, qui communiquent chacune avec une bronche. En arrière la cavité est unique, mais le bord postérieur et la plus grande partie du bord inférieur sont munis de nombreux appendices vésiculeux à paroi mince, plus ou moins longs, qui peuvent s'étendre jusque dans la région pelvienne et qui sont filiformes, fusiformes, en forme de massue ou de lobes. Cette disposition conduit à la structure remarquable de l'appareil respiratoire des Oiseaux. Mais, tandis que chez ces derniers elle est destinée à assurer la pneumatisation du squelette, chez les *Caméléonides* elle sert à gonfler le corps lorsque ces animaux sont excités. Ce moyen de défense est rendu encore plus efficace grâce au sac jugulaire, mentionné plus haut, dont l'air expulsé violemment dans l'expiration produit un sifflement strident (Wiedersheim).

Les cloisons sont régulières ; elles suivent la disposition des vaisseaux. Les gros vaisseaux sanguins déterminent pour ainsi dire les traits principaux de la structure du poumon, c'est-à-dire *qu'ils sont la cause déterminante de l'apparition du système de canaux intra-pulmonaires (bronchiques), qui commence à se montrer pour la première fois chez les* Caméléons, *et qui acquiert un si haut degré de développement chez les Vertébrés supérieurs. Les vaisseaux sanguins sont donc les parties primaires et ce n'est que secondairement que viennent s'ajouter, comme le montre l'extrémité ramifiée de la bronche, des éléments cartilagineux.*

Poumons et sacs aériens des Oiseaux.

Chaque poumon présente une *bronche principale* (bronche primaire), qui s'étend depuis la face ventrale, où elle pénètre dans l'organe, jusqu'à l'extrémité postérieure de celui-ci. Près de son origine elle donne une *bronche latérale* inférieure qui arrive jusqu'au bord externe du poumon. De sa portion initiale partent six autres *bronches latérales*, qui occupent la portion inférieure et en partie aussi interne de l'organe (*bronchi divergentes seu ventrales superficiales*).

Enfin, en dessus de ces bronches divergentes, il existe un grand nombre (variable) de *bronches*, qui naissent sur deux rangées sur la portion postérieure de la bronche principale et se distribuent surtout dans les parties supérieures (dorsales) du poumon.

Des bronches divergentes et des bronches dorsales partent de nombreuses bronches de *troisième ordre* (parabronches, Huxley) parallèles, qui s'anastomosent fréquemment entre elles. L'*ensemble de leurs parois*

(1) Le poumon des Ophidiens établit le passage entre ces deux formes, car ici il persiste encore une cavité centrale entourée par du tissu spongieux. Chez les *Serpents* et les *Amphibiens*, par suite de la forme étroite et allongée du corps, un seul poumon, le droit, se développe complètement. Le poumon gauche est rudimentaire ou disparaît même complètement.

forme le parenchyme respiratoire proprement dit du poumon; celui-ci est essentiellement constitué par un réseau capillaire serré, régulier, qui s'étend suivant les trois dimensions; entre les travées du réseau est logé un système de canaux aériens également réticulé (*canaux aériens intercapillaires*). Les artères et les veines sont situées à la periphérie entre les bronches de troisième ordre voisines. Les canaux aériens sont disposés tout autour de chacune de celles-ci, dans lesquelles ils débouchent après s'être réunis en groupes de façon à former des conduits élargis en entonnoir (H. Strasser).

Les cloisons qui les séparent font saillie dans l'intérieur de la parabronche, où elles forment des réseaux renfermant des fibres musculaires lisses. Il peut exister aussi des replis annulaires. *En général les capillaires sanguins du parenchyme sont presque à nu et baignés de tous côtés par l'air* (1).

Il résulte de cette structure, ainsi que du mode de ventilation, que la masse de tissu qui constitue le poumon, en ce qui concerne les vaisseaux sanguins aussi bien que le tissu de soutien, est peu considérable par rapport à l'étendue de la surface respiratoire.

Les SACS AÉRIENS se développent de très bonne heure chez l'embryon. A l'origine ce sont des diverticules à paroi mince de la vésicule pulmonaire, qui se développent très rapidement et dépassent bientôt de beaucoup le volume du poumon, de sorte qu'ils entourent tous les viscères de la cavité thoracique et de la cavité abdominale. Ils ne sont pas seulement limités à la cavité générale du corps, ils ne se prolongent pas seulement entre les organes qu'elle contient, mais s'étendent au delà et arrivent presque dans les muscles, dans le squelette et dans la peau; bref, ils pénètrent dans toutes les lacunes, dans tous les interstices qui s'offrent à eux. Ils ne se bornent même pas à ces espaces intersticiels, mais parfois s'insinuent entre les fibres des muscles qu'ils rendent ainsi pneumatiques. C'est ce qui arrive en général pour les os, où les orifices, tantôt isolés, tantôt réunis en groupes, sont toujours situés sur leur face concave (Strasser).

Les sacs aériens ne pénètrent dans les os (humérus, sternum, coracoïde, bassin, colonne vertébrale en partie, côtes, fémur, plus rarement omoplate et clavicule) (2), que lorsque la moelle commence à ne plus servir à la formation des os. Un deuxième système de cavités aériennes s'étend de la cavité *naso-pharyngienne* (ou de ses cavités accessoires: *trompe d'Eustache*, *caisse du tympan*) dans les os du crâne.

Toutes les cavités de la première catégorie communiquent ainsi pendant toute la vie avec des points déterminés (voy. mon *Traité d'Anatomie*

(1) Il est vraisemblable que le passage de l'air du parenchyme pulmonaire dans les bronches latérales ou dans la bronche principale et vice versa est déterminé par les changements de forme que subit le poumon pendant la respiration, et que la ventilation des grands conduits latéraux et de la bronche principale est due aux variations de volume des sacs aériens (principalement les postérieurs).

(2) Chez beaucoup d'Oiseaux la pneumaticité des os et des parties molles est bien plus considérable encore. C'est ainsi que les sacs aériens peuvent s'étendre en dedans et en dehors de l'os jusqu'à la dernière phalange du pied et de la main, jusqu'à l'extrémité antérieure et à l'extrémité postérieure de la colonne vertébrale, sous la peau et entre les racines des plumes.

comparée) du système bronchique, c'est-à-dire reçoivent de l'air du poumon. La membrane des sacs aériens est formée par une couche de tissu

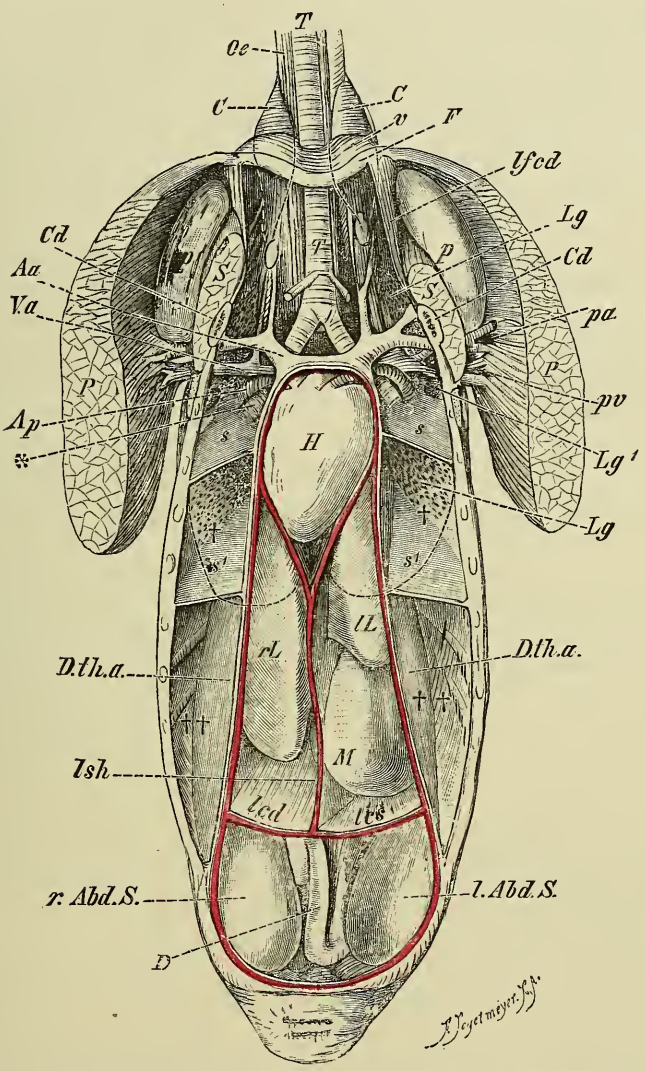


Fig. 256. — Viscères et sacs aériens du *Canard*. La paroi ventrale du tronc a été enlevée (d'après un dessin de H. STRASSER).

T, trachée ; *Oe*, œsophage ; *H*, cœur dans le péricarde ; *rL*, *lL*, lobe droit et lobe gauche du foie ; *lsh*, ligament suspenseur du foie ; *lcd*, ligament coronaire droit, et *lcs*, ligament coronaire gauche du foie ; *D*, intestin ; *P*, muscle grand pectoral ; *pa*, artère, et *pv*, veine du grand pectoral ; *S*, muscle sous-clavier ; *Cd*, coracoïde ; *F*, fourchette ; *lfcd*, ligament coraco-furculaire ; *Lg*, *Lg*^{1}, poumons ; *r.Abd.S*, sac abdominal droit ; *l.Abd.S*, sac abdominal gauche ; *D.th.a*, diaphragme fibreux thoraco-abdominal ; ††, sac diaphragmatique postérieur ; †, sac diaphragmatique antérieur ; s^1,s^1, cloison qui sépare ces deux sacs ; *s*,*s*, cloison entre les sacs diaphragmatiques antérieurs et le sac sus-coracoïdien impair situé dans la partie antérieure du thorax ; *V*, fragment de la paroi antérieure de ce sac ; *p*, sac pectoral, situé entre le coracoïde, l'omoplate et les côtes antérieures, communiquant avec le sac sus-coracoïdien, *C*, *C*, sac cervical ; * entrée de la branche de bifurcation de la trachée dans le poumon ; *Ap*, artère pulmonaire ; *Aa*, tronc brachio-céphalique artériel, et *Va*, tronc brachio-céphalique veineux, avec leurs branches.

On a représenté par un trait rouge la ligne de section du péricarde et du péritoine.

conjonctif peu vasculaire, tapissée en dedans par des cellules épithéliales plates.

Quant à l'importance des sacs aériens pour la respiration, elle n'est pas douteuse en ce qui concerne les *sacs aériens du tronc*, situés dans le voisinage des poumons. *On doit les considérer comme des parties intégrantes de l'appareil respiratoire.* Ils servent surtout à assurer, par la variation de leur volume, la ventilation, sinon du poumon tout entier (Sappey, Campana), au moins des grandes bronches. Il en résulte que le parenchyme propre du poumon n'a à subir que des déplacements peu étendus et possède par conséquent l'organisation la plus favorable (division du travail). *L'élargissement du tronc et des sacs aériens du tronc est jusqu'à un certain point corrélatif du perfectionnement de l'appareil respiratoire.* Peut-être aussi faut-il faire entrer en ligne de compte l'avantage qui en résulte pour la natation.

L'extension des sacs aériens vers la périphérie, au delà du tronc, ne pouvait assurément avoir aucun rapport avec la respiration, car il était à peine nécessaire ou économique, ou même simplement possible, d'augmenter de la sorte la capacité de ventilation de l'appareil pulmonaire. L'hématose n'aurait pu être en effet bien active, quand même la paroi des sacs aériens eût été très vasculaire, dans ces cavités aériennes extérieures mal ventilées. Au contraire, cette extension de la pneumaticité, et peut-être même l'élargissement porté au maximum des cavités du tronc, est en rapport avec le *développement des organes du vol.* L'élargissement de la région thoracique antérieure, c'est-à-dire de l'espace embrassé par l'omoplate, devait dans tous les cas favoriser le développement de l'extrémité antérieure, de ses replis cutanés et de ses muscles. Il rendait par là possible l'écartement des parties, le développement plus considérable du squelette, en même temps qu'il offrait de plus larges surfaces d'insertion aux muscles, sans qu'il y eût augmentation appréciable du poids de ces parties elles-mêmes, ainsi que du tronc tout entier. Bref, on conçoit facilement l'avantage qui en résulte pour le vol, par suite de l'accroissement de la surface des organes qui y président et des forces musculaires qui les mettent en mouvement (Strasser).

L'utilité de la pneumaticité du corps de l'Oiseau ne consiste donc pas seulement dans la diminution du poids absolu de l'animal par la pneumaticité des os (remplacement de la moelle, etc., par l'air, diminution de la substance osseuse par la disposition et la direction appropriée des travées dans le sens de la pression). Les espaces remplis d'air situés entre les muscles et dans l'intérieur du tronc concourent aussi à favoriser le vol (1).

L'opinion jadis généralement admise que la pneumaticité des os facilite le vol en diminuant le poids du squelette tout entier ne peut

(1) Il est intéressant de noter que les os du *Moa* de la Nouvelle-Zélande étaient incomparablement moins pneumatiques que ceux des Ratites actuels.

Les os de l'*Archaeopteryx* ne renfermaient point d'air.

plus être acceptée sans restriction, depuis qu'on sait que des Oiseaux bons voiliers, tels que les *Hirondelles de mer*, ne renferment point d'air dans leurs os ou n'en contiennent que très peu (*Mouettes*), tandis que les Ratites, qui sont incapables de voler, ont des os très pneumatiques. Par conséquent la pneumaticité des os (on peut citer encore à l'appui les *Chauves-souris*) n'est dans aucun cas une condition essentielle du vol, bien qu'elle le favorise dans une certaine mesure, principalement chez les animaux voiliers de grande taille. Elle sert surtout à diminuer le poids propre de l'aile, et cette diminution de poids entraîne naturellement une dépense moins considérable de force (Strasser).

La pneumaticité des os n'est pas une disposition particulière aux animaux qui volent ou seulement à la classe des Oiseaux. C'est ainsi que les recherches de Marsh sur les *Dinosauriens* la plupart gigantesques d'Amérique ont montré que les os pneumatiques étaient très répandus chez ces animaux. Les sinus frontaux, sphénoïdaux, etc., des *Mammifères* appartiennent également à cette catégorie. Dans tous les cas cette disposition a manifestement en première ligne pour but une économie de substance (Strasser).

J'ai déjà antérieurement attiré l'attention sur ces cavités aériennes, lorsque j'ai décrit le squelette céphalique et l'organe de l'odorat ; je me bornerai à ajouter ici que ces cavités sont surtout très développées chez les *Marsupiaux*, par exemple dans tous les os du crâne qui, comme chez les *Oiseaux* et les *Crocodiles*, communiquent avec la *cavité du tympan*, tels que l'*alisphénoïde*, le *squamosal*, le *mastoïdien*. L'*occipital* est aussi en grande partie pneumatique.

Les cavités aériennes prennent un développement excessif chez les *Anthropoïdes*. Les *sinus frontaux* sont spacieux et, outre les *sinus maxillaires* et *sphénoïdaux* que l'on trouve aussi chez l'Homme, il existe encore des cavités aériennes dans les *apophyses ptérygoïdes* et dans les *grandes ailes* du sphénoïde. Une cavité située dans l'os malaire communique avec l'antre d'Highmore.

Par contre les *Sirénidés* sont de tous les Mammifères ceux qui possèdent la substance osseuse la plus compacte.

Mammifères.

Aux rapports fondamentaux que nous avons observés entre le système vasculaire et la structure du poumon chez les Caméléons, nous rattacherons les rapports importants que l'artère et la veine pulmonaires présentent avec le TRONC BRONCHIQUE chez les Mammifères. On désigne sous ce nom la continuation directe de la trachée, qui traverse le poumon tout entier, jusqu'à l'extrémité postérieure et d'où partent deux systèmes de BRONCHES LATÉRALES. L'un d'eux se compose d'une seule rangée longitudinale de bronches latérales et est situé au-dessus de l'artère pulmonaire, qui croise la partie supérieure du tronc bronchique (SYSTÈME ÉPARTÉRIEL). Le SYSTÈME HYPARTÉRIEL, situé au-dessous de ce vaisseau, est formé par deux rangées de bronches entre lesquelles descend l'ARTÈRE PULMONAIRE, tandis que la VEINE PULMONAIRE longe la face ventrale du tronc bronchique (fig. 257).

On observe déjà des rapports semblables dans le poumon des *Chéloniens*, des *Crocodiliens* et des *Oiseaux*, mais chez eux, surtout dans les deux premiers groupes, le *système des bronches épartérielles* est encore aussi développé que celui des *bronches*

hypartérielles. Chez les *Oiseaux* ce dernier commence déjà à prédominer et cette prédominance est encore bien plus considérable chez les Mammifères.

Il serait très à désirer que des recherches précises fussent entreprises à ce point de vue sur le poumon des *Sauropsidés*.

Dans le cas le plus favorable il ne se développe plus chez les Mammifères *qu'une seule* bronche épartérielle de chaque côté; ordinairement elle n'existe que sur un seul côté, et dans ce cas toujours à droite.

Il peut arriver aussi que cette bronche épartérielle, qu'elle existe sur un seul côté ou sur les deux côtés, au lieu de partir du tronc bronchique, se détache de la trachée (*bronche épartérielle trachéenne*).

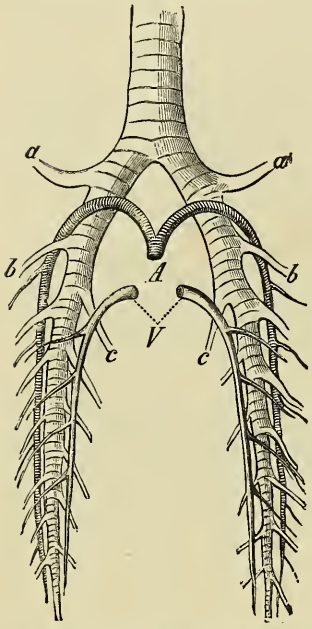


Fig. 257. — Schéma du système bronchique des *Mammifères*.
a, *a*, bronche épartérielle gauche et droite; *b*, série des bronches hypartérielles ventrales; *c*, série des bronches hypartérielles dorsales; *A*, artère, et *V*, veine pulmonaire.

Il se peut encore que le système bronchique épartériel ait complètement disparu à gauche comme à droite. La disparition est le terme d'un processus, qui a commencé à se montrer, comme on l'a vu plus haut, chez les Oiseaux. En présence de ces faits qui indiquent des rapports génétiques entre les différentes formes de poumons, il ne peut être un seul instant douteux que le type primitif des poumons des Mammifères ne soit caractérisé par l'existence de bronches épartérielles des deux côtés, et que ce ne soit que secondairement qu'elles ont disparu d'un seul côté ou de tous les deux.

Il n'est pas possible de déterminer la cause de la disparition graduelle du système bronchique épartériel. Il n'est guère probable que celle-ci soit le fait du poumon lui-même; elle est plutôt le résultat d'un concours d'influences extérieures, que l'on doit peut-être rapporter à certaines transformations du thorax (raccourcissement) ou a une modification du mécanisme respiratoire. Dans tous les cas, il est certain que ce processus atrophique est en pleine voie d'accomplissement *dans les formes inférieures des Mammifères actuels* et que par conséquent il a dû commencer à se montrer chez leurs ancêtres. L'explication de ces phénomènes suppose donc la connaissance précise et exacte de la phylogénie du poumon des Mammifères en général; c'est là une question que l'avenir peut-être élucidera.

L'asymétrie qui se manifeste chez la plupart des Mammifères entre le système bronchique droit et gauche entraîne les conséquences suivantes.

Comme le lobe supérieur du poumon droit appartient aux bronches épartérielles et le lobe supérieur du poumon gauche aux bronches hypar-

térielles, *il ne peut pas y avoir homologie entre eux, tandis que le lobe moyen de droite est homologue au lobe supérieur de gauche. Le poumon droit possède par suite un élément de plus que le poumon gauche.*

Le poumon des Mammifères est donc, comme on vient de le voir, divisé en LOBES (fig. 258); mais cette formation de lobes, qui commence toujours

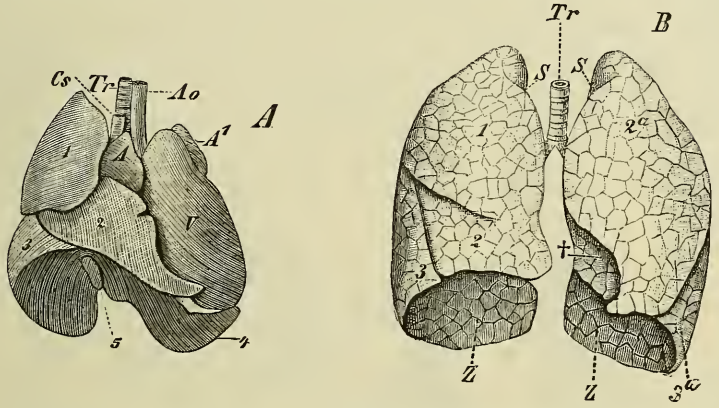


Fig. 258. — A. Poumon droit de la *Taupe*, dont le volume est de trois ou quatre fois plus grand que celui du poumon gauche qui ne présente aucune trace de lobe. B. Les deux poumons de l'*Homme* vus par la face ventrale.

1, *2*, *3*, *4*, *5*, lobes du poumon; *2a* et *3a*, lobe supérieur et lobe inférieur du poumon gauche de l'Homme; *Z*, face diaphragmatique (base) du poumon; dans la figure A les chiffres *4* et *5* correspondent à cette face; † échancrure dans laquelle est logé le cœur; *S*, *S*, sillon pour l'artère sous-clavière; *Tr*, trachée; *V*, ventricule; *A*, *A*¹, les deux oreillettes; *Ao*, aorte; *Cs*, veine cave supérieure.

à l'extrémité supérieure du poumon, n'a, au point de vue de la conformation morphologique de l'organe, qu'une importance secondaire comparé au mode de division des bronches. Chaque lobe ne correspond jamais qu'à une seule bronche latérale. Il suit de là que le lobe inférieur du poumon de l'Anatomie humaine ne mérite pas ce nom, car il renferme le tronc bronchique et représente par conséquent l'axe proprement dit du poumon.

Cette manière de voir basée sur l'anatomie comparée est confirmée par l'ontogénie. C'est ainsi que l'on observe déjà chez des embryons humains de quatre semaines la prédominance du poumon droit avec ses trois diverticules gemmiformes, tandis que le poumon gauche n'en montre dès l'origine que deux (W. His).

Nous ne pouvons décrire les formes excessivement variées des lobes du poumon ni leur nombre variable; nous nous bornerons à donner quelques détails sur le parenchyme du poumon des Mammifères.

Les bronches deviennent de plus en plus fines; leurs parois renferment des éléments cartilagineux de moins en moins abondants, qui finissent par disparaître complètement dans les bronchioles terminales. Ces dernières aboutissent dans des vésicules terminales infundibuliformes (*infundibulums*), dont la paroi présente de nombreux diverticules (*alvéoles*), de sorte que l'étendue de sa surface se trouve considérablement augmentée. Un *réseau de capillaires* à mailles étroites entoure les infun-

dibulums, de sorte que cette augmentation de surface favorise l'échange gazeux qui a lieu dans les infundibulums et les alvéoles.

On se rendra compte de l'augmentation considérable de la surface respiratoire des poumons des Mammifères due à la présence de ces vésicules terminales, si l'on considère que les 3 à 400 millions d'infundibulums qui existent chez l'Homme représentent une surface de 129,84 mètres carrés ou 1298,4 pieds carrés.

J'ai déjà fait remarquer à l'occasion du péritoine, que la *cavité thoracique* est aussi tapissée par une membrane séreuse, la *plèvre*. On y distingue aussi, comme pour le péritoine, un feuillet pariétal et un feuillet viscéral (fig. 259, P, P^1). Ce dernier est appelé *plèvre pulmonaire*,

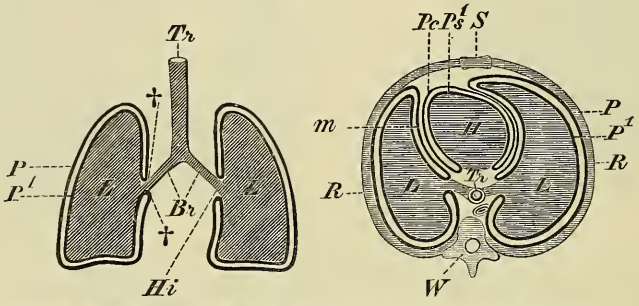


Fig. 259. — Schéma de la cavité pleurale et de la cavité péricardique chez l'*Homme*. A, coupe frontale B, coupe transversale.
Tr, trachée ; *Br*, bronches ; *L*, *L*, poumons ; *H*, cœur ; *W*, colonne vertébrale ; *P*, feuillet pariétal et *P'*, feuillet viscéral de la plèvre ; *Hi*, hile du poumon où les deux feuillets se réfléchissent et se réunissent l'un avec l'autre (†††) ; *m*, plèvre médiastine ; *Pc*, *Pc*¹, feuillet pariétal et feuillet viscéral du péricarde ; *R*, côtes (paroi du thorax) ; *S*, sternum.

le premier *plèvre costale;* celui-ci entoure non seulement les poumons, mais aussi le péricarde (fig. 259, Pc, Pc^1). La portion de la plèvre qui est en rapport avec la face interne du poumon porte le nom de *plèvre médiastine*.

Comme il existe entre les deux feuillets un liquide lymphatique, les mouvements des poumons peuvent s'exécuter facilement et sans obstacle.

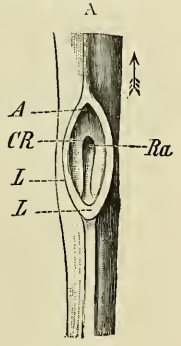
Pores abdominaux.

La cavité *pleuro-péritonéale* ou *cœlome* peut chez les Vertébrés communiquer avec l'extérieur de trois manières différentes. Deux de ces modes de communication, les *néphrostomes* et les *pavillons de la trompe*, seront étudiés plus tard; nous ne nous occuperons ici que du troisième, les CANAUX PÉRITONÉAUX OU PORES ABDOMINAUX.

Chez les CYCLOSTOMES il n'est pas certain que l'orifice unique situé derrière l'anus, et que l'on appelle le *pore abdominal*, mérite réellement ce nom (fig. 260).

A partir des SÉLACIENS les canaux abdominaux sont, dans la règle, au nombre de *deux* (fig. 260 B, *Pa*). Ils sont situés chez eux derrière les poches anales (*A T*), chacun au-dessous d'une petite papille cutanée (*Pp*). Ils n'existent pas chez tous les Sélaciens ; c'est ainsi qu'ils manquent

complètement aux *Notidanides*, aux *Cestracionides* et aux *Rhinides* et en partie aux *Scylliides*. Sous ce rapport les espèces d'un même genre peuvent se comporter d'une façon toute différente, et même dans les individus d'une même espèce ils peuvent tantôt exister, tantôt faire défaut. Il est possible que chez quelques-uns ils n'apparaissent que pendant l'époque de la reproduction (Turner).



Chez les Ganoïdes, parmi lesquels les *Esturgeons* et surtout les *Spatularia* se font remarquer par la largeur de leurs canaux péritonéaux, ceux-ci sont toujours placés en avant de l'orifice génito-urinaire et derrière l'anus, sur des replis cutanés qui bordent à droite et à gauche l'orifice anal (fig. 260 D, *Pa*). Chez l'*Acipenser* ces trois

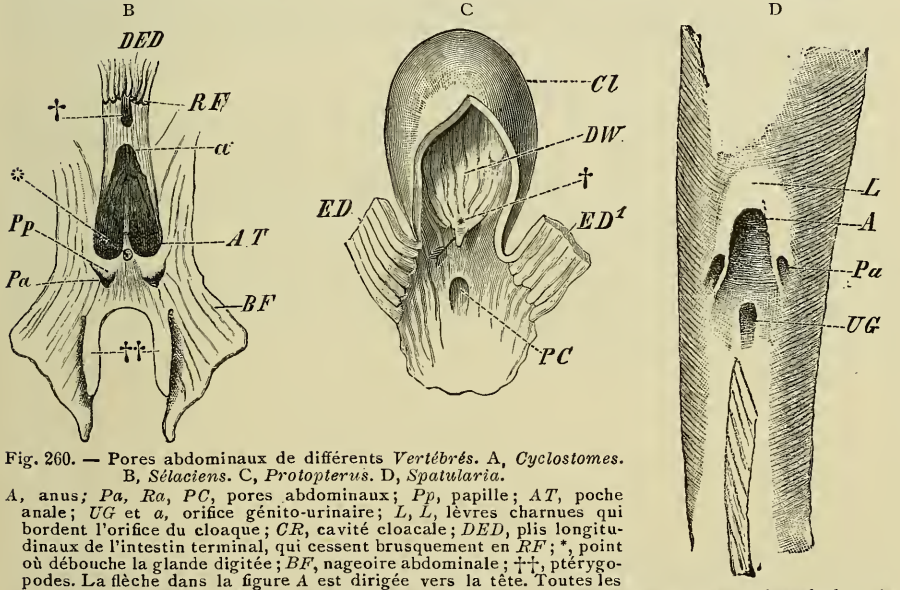


Fig. 260. — Pores abdominaux de différents *Vertébrés*. A, *Cyclostomes*. B, *Sélaciens*. C, *Protopterus*. D, *Spatularia*.

A, anus; *Pa*, *Ra*, *PC*, pores abdominaux; *Pp*, papille; *AT*, poche anale; *UG* et *a*, orifice génito-urinaire; *L*, *L*, lèvres charnues qui bordent l'orifice du cloaque; *CR*, cavité cloacale; *DED*, plis longitudinaux de l'intestin terminal, qui cessent brusquement en *RF*; *, point où débouche la glande digitée; *BF*, nageoire abdominale; ††, ptérygopodes. La flèche dans la figure *A* est dirigée vers la tête. Toutes les figures ont du reste la même orientation. Dans la figure C *Cl* désigne le cul-de-sac cloacal, dont la paroi dorsale se voit en *DW*; †, orifice impair des conduits sexuels; *ED*, *ED*¹, intestin terminal coupé; la flèche indique l'orifice des uretères.

ou quatre orifices sont beaucoup plus rapprochés que chez le *Spatularia*. Chez l'*Amia* je n'ai pu découvrir aucune trace de ces canaux.

Les Holocéphales et les Téléostéens présentent la même disposition que les Ganoïdes; chez les *Téléostéens* ils n'existeraient d'ailleurs que chez les *Salmonides*, les *Murénides* et les *Mormyrides*.

Chez les Salmonides les *pores abdominaux* sont situés à droite et à gauche de l'orifice anal. Leur présence n'est pas constante dans tous les genres. Souvent il n'y en a qu'un seul, ou bien ils manquent complètement; ils se ferment *secondairenemt*. Il est certain qu'ils existent dans les deux sexes, mais chez aucun ils ne serviraient à donner passage aux produits sexuels (?) (M. Weber).

Les pores abdominaux sont placés chez le Ceratodus, comme chez les *Sélaciens*, derrière l'anus et l'orifice génital ; chez le *Protopterus* (fig. 260 C) il existe en général *un seul* canal, qui s'ouvre en avant de l'anus, à gauche ou à droite, suivant que celui-ci est situé à gauche ou à droite de la ligne médiane (1). Il donne entrée dans une cavité à paroi résistante, presque dure, située au-dessus du cloaque. Elle s'étend en avant jusqu'au niveau des orifices de l'appareil génito-urinaire, où elle se termine en cul-de-sac arrondi. Au fond de ce cul-de-sac s'ouvrent les pores abdominaux proprement dits, qui sont excessivement petits.

Les pores abdominaux n'existent chez aucun Amphibien (2), mais on les retrouve chez les Reptiles, principalement chez les *Chéloniens* et les *Crocodiliens*. (Les *Lacertiliens* et les *Ophidiens* possèdent des *poches anales*.) Ils sont situés chez les *Chéloniens* immédiatement au-dessous de la muqueuse du pénis et du clitoris, au-dessus et près du bord externe du corps caverneux. Arrivés au niveau du gland, ils pénètrent dans sa substance spongieuse (?), se rétrécissent rapidement et se terminent par un cul-de-sac aigu (C. K. Hoffmann).

La présence des pores abdominaux dans des groupes si éloignés prouve qu'ils remontent à une haute antiquité et montre leur importance phylétique. On ne sait rien de leur rôle physiologique. Peut-être est-ce un reste des *canaux segmentaires*. Les *pores abdominaux* des *Élasmobranches*, des *Holocéphales*, des *Ganoïdes*, des *Dipnoïques* et des *Mormyrides* peuvent être considérés comme homologues. Ceux des *Cyclostomes* et des *Murénides* occupent une position à part; on peut les comparer au *pore génital* des *Téléostéens* (M. Weber).

Bibliographie.

Ch. Acby. *Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen.* Leipzig, 1880.

J. F. van Bemmelen. *Ueber vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern.* Mitth. d. Zool. Station zu Neapel. T. VI. 1885. (Voyez aussi le Mémoire de cet auteur cité dans la *Bibliographie* de l'appareil digestif.)

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.* Ibid. T. VII. 1886.

E. Dubois. *Zur Morphologie des Larynx.* Anat. Anz. 1re année, 1886.

J. G. Fischer. *Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen* Hamburg, 1864.

M. Fürbringer. *Beiträge zur Kenntniss der Kehlkopfmusculatur.* Jena, 1875. (Renferme une bibliographie étendue du larynx en général.)

J. Henle. *Vergleichende anatomische Beschreibung des Kehlkopfes.* Leipzig, 1839.

W. His. *Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1887.

(1) Les pores abdominaux peuvent aussi faire complètement défaut (voy. plus haut les *Sélaciens*).

(2) Il est possible qu'ils apparaissent chez les *Ichthyoïdes* à une certaine période du développement embryonnaire; mais ce n'est là qu'une simple supposition.

A. Kölliker. *Zur Kenntniss des Baues der Lungen des Menschen.* Verhandl. der med. Gesellsch. z. Würzburg. N. F. T. XVI. (Voyez aussi les *Traités et Manuels d'anatomie humaine* de Aeby, Henle, Krause, etc.)
H. Rathke. *Zur Anatomie der Fische.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1838.
M. Sagemehl. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische.* Morph. Jahrb. T. X. 1885.
H. Strasser. *Die Luftsäcke der Vögel.* Morph. Jahrb. T. III. 1877.
R. Wiedersheim. *Das Respirationssystem der Chamäleoniden.* Bericht der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. T. I. 1886.

CŒLOME ET PORES ABDOMINAUX

H. Ayers. *Untersuchungen über die Pori abdominales.* Morph. Jahrb. T. X. 1885.
F. E. Beddard. *Note on the systematic position of Monitor.* Anat. Anz. 3e année, 1888.
Bridge. *Pori abdominales of Vertebrata.* Journ. of Anat. and Physiol. T. XIV.
C. Gegenbaur. *Bemerkungen über die Pori abdominales.* Morph. Jahrb. T. X. 1885.
F. Lataste et R. Blanchard. *Le péritoine du Python, etc.* Bullet. de la Soc. zool. de France pour 1879.
Turner. *On the Pori abdominales in some Sharks.* Journ. of Anat. and Physiol. T. XIV.
M. Weber. *Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische.* Morph. Jahrb. T. XII. 1887.

CHAPITRE HUITIÈME

ORGANES DE LA CIRCULATION

(Système vasculaire.)

Les organes de la circulation comprennent un organe central, le CŒUR, des organes périphériques, les VAISSEAUX, et un liquide nutritif, le SANG et la LYMPHE, composé du *plasma* et d'*éléments figurés* (cellules). La lymphe, qui est en partie renfermée dans des conduits clos, qui en partie remplit les interstices, les lacunes et les cavités du corps et baigne tous les tissus, sera étudiée plus loin. Nous ne nous occuperons ici que du SYSTÈME VASCULAIRE SANGUIN proprement dit. Ce système est toujours formé de canaux clos (vaisseaux), auxquels on donne le nom d'ARTÈRES ou de VEINES suivant qu'ils contiennent du sang chargé d'oxygène ou d'acide carbonique. Ce n'est pas d'ailleurs une règle absolue, car, en laissant de côté la composition chimique du sang, on appelle *veines* tous les vaisseaux qui se déversent dans le cœur, et *artères* tous ceux qui en partent.

Les CAPILLAIRES sont les dernières ramifications des vaisseaux; les plus petits d'entre eux laissent encore passer les globules du sang.

Le CŒUR, entouré par le péricarde, est l'*organe central moteur* de la circulation; il joue le rôle d'une *pompe aspirante et foulante*. Il se développe, comme le système vasculaire tout entier, aux dépens d'une cavité ou d'une fente qui apparaît dans le mésoderme, c'est-à-dire dans la *splanchnopleure*, sur la face ventrale de l'œsophage, immédiatement en arrière de la région des fentes branchiales (1). Comme il provient du même blastème que la paroi de l'intestin, sa paroi se trouve formée de trois couches, une couche *externe péritonéale*, une couche *moyenne musculaire* et une couche *interne épithéliale*. Il a, par conséquent, essentiellement la même conformation que les gros vaisseaux, dont la paroi présente aussi trois couches (2), et, au point de vue embryologique, il ne représente réellement au fond qu'un large vaisseau sanguin, plus ou

(1) Le *péricarde* se développe en grande partie aux dépens de la partie antérieure de la cavité viscérale (*cavité pariétale ou cervicale*) (voy. les Manuels d'embryologie). Les premiers grands vaisseaux ou leurs précurseurs, les *canaux endothéliaux*, se développent dans la tête et le tronc des *embryons* des *Sélaciens* dans l'*entoblaste* de la paroi intestinale et dans la couche *mésoblastique* qui entoure l'intestin. Ils ont par conséquent une double origine (J. Ruckert).

(2) La paroi des plus petits vaisseaux, des *capillaires*, se compose uniquement de cellules, et celles-ci correspondent à la couche épithéliale interne (*intima*) des gros vaisseaux.

moins situé au début dans l'axe du corps, mais qui plus tard subit de grandes complications par suite de courbures et de dilatations de différentes sortes. Elles consistent en ce que le canal cardiaque se recourbe sur lui-même et se divise en deux parties, appelées OREILLETTE et VENTRICULE. Entre elles se développent des *valvules* qui ont pour but de diriger de l'oreillette vers le ventricule le sang amené dans le cœur et chassé par les contractions des parois musculaires de ce dernier, et de l'empêcher de refluer en sens inverse. Elles sont produites par différenciation des colonnes charnues qui font saillie dans le cœur. Il résulte de cette disposition que l'*oreillette* est la cavité *veineuse* du cœur destinée à recevoir le sang, le *ventricule* la cavité *artérielle* destinée à le chasser. Si nous ajoutons encore que l'extrémité veineuse forme un SINUS VEINEUX et l'extrémité artérielle un TRONC ARTÉRIEL (1), muni de valvules plus ou moins nombreuses, nous aurons décrit le cœur tel qu'il existe pendant toute la vie chez les POISSONS, et tel qu'on l'observe au moins transitoirement dans le cours du développement de tous les Vertébrés.

Le développement de la *respiration pulmonaire* entraîne, dans la conformation primitivement si simple du cœur, des modifications profondes, qui toutes ont finalement pour but la formation de deux nouvelles cavités, une oreillette et un ventricule, c'est-à-dire la *division du cœur en quatre chambres*. Il en résulte que l'on peut distinguer dans le cœur une MOITIÉ DROITE (VEINEUSE) et une MOITIÉ GAUCHE (ARTÉRIELLE) et que le sang veineux, chassé par le ventricule droit et amené par de nouveaux vaisseaux (ARTÈRE PULMONAIRE) dans les poumons, après s'y être oxygéné, est ramené au cœur par des vaisseaux particuliers (VEINES PULMONAIRES) dans la moitié gauche du cœur, d'où il passe dans l'AORTE pour aller se distribuer dans toutes les parties du corps.

Pour faire comprendre comment se développent graduellement ces dispositions organiques qui se compliquent de plus en plus à mesure qu'on s'élève dans la série des Vertébrés, il est nécessaire de donner un court aperçu de la circulation embryonnaire.

Circulation fœtale.

De bonne heure, pendant la période fœtale, le BULBE ARTÉRIEL se prolonge vers la tête de manière à former un tronc allongé (TRONC ARTÉRIEL), d'où partent à droite et à gauche un grand nombre de branches transversales (fig. 261, *Ab*), disposées sur deux rangées symétriques, qui passent entre les trous branchiaux (*KL*) et se réunissent au delà de ceux-ci, après avoir fourni des branches à la tête (carotides), dans un tronc commun longitudinal (S, S^1). Ces branches sont les VAISSEAUX BRANCHIAUX ; les deux troncs longitudinaux constituent en arrière la *racine droite* et la *racine gauche* de l'*aorte* (*RA*, *RA*).

L'AORTE (*A*) est, pendant toute la vie, chez tous les Vertébrés le vaisseau

(1) La portion proximale renflée du tronc est appelée *cône;* la portion distale plus étroite, *bulbe artériel.*

artériel le plus important du corps; elle est toujours simple, volumineuse; elle longe la face inférieure de la colonne vertébrale, en fournissant des branches sur tout son trajet, et s'étend jusqu'à l'extrémité caudale où elle prend le nom d'*artère caudale* (*Acd*).

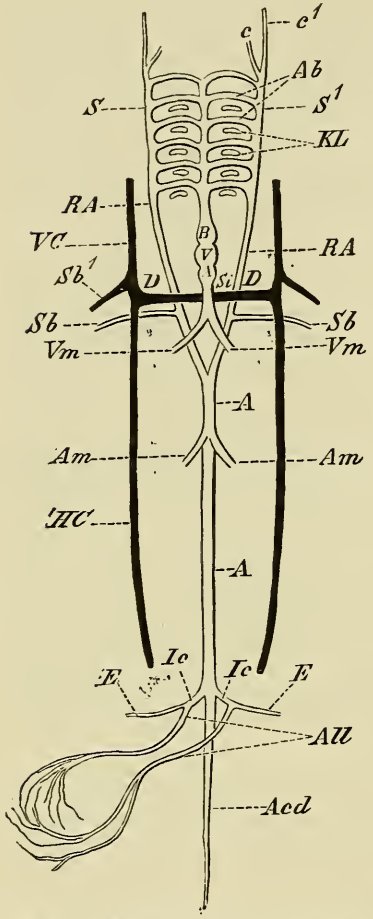


Fig. 261. — Schéma du système vasculaire embryonnaire.

A, *A*, aorte abdominale; *RA*, *RA*, racines droite et gauche de l'aorte, qui par l'intermédiaire des vaisseaux collecteurs *S*, *S*¹ proviennent des vaisseaux branchiaux *Ab*; *c*, *c*¹, carotides; *Sb*, artère sous-clavière; *KL*, fentes branchiales; *Si*, sinus veineux; *A*, oreillette, *V*, ventricule; *B*, bulbe artériel; *Vm*, veines omphalo-mésentériques; *Am*, artères omphalo-mésentériques; *Ic*, *Ic*, artères iliaques primitives; *E*, *E*, artères iliaques externes; *All*, artères allantoïdiennes (artères hypogastriques); *Acd*, artère caudale; *VC*, *HC*, veines cardinales antérieure et postérieure, qui reçoivent en *Sb*¹ la veine sous-clavière et qui se déversent dans le canal de Cuvier *D*.

A une certaine phase du développement elle donne naissance aux artères du sac ombilical (ARTÈRES OMPHALO-MÉSENTÉRIQUES, *Am*, *Am*), qui amènent le sang à la surface, c'est-à-dire à la périphérie du vitellus, où a lieu l'échange gazeux, c'est-à-dire la *respiration* (fig. 262, *R. Of. A*, *L. Of. A*).

Le sang oxygéné est ramené par les veines du sac ombilical (VEINES OMPHALO-MÉSENTÉRIQUES, *R. Of*, *L. Of*), et, avant de se déverser dans le sinus veineux du cœur (*SV*), il se mêle avec le sang veineux des CANAUX DE CUVIER (fig. 261, *D* et fig. 262, *DC*).

Ces canaux transversaux sont formés par la réunion des VEINES CARDINALES antérieure et postérieure, c'est-à-dire chacun par deux gros vaisseaux qui ramènent le sang veineux du *corps de Wolff* et des *téguments* (fig. 261, *VC*, *HC*; fig. 262, *S. Ca V*, *V. Ca*).

Vers l'extrémité postérieure du tronc se détachent du tronc aortique les deux volumineuses racines des ARTÈRES ALLANTOÏDIENNES ou *ombilicales*. Ces deux vaisseaux importants se distribuent, comme l'indique leur nom, sur l'*allantoïde*, c'est-à-dire sur le sac urinaire embryonnaire, qui dérive, comme nous l'avons vu dans l'introduction, d'un diverticule de l'intestin terminal. L'allantoïde, en s'accroissant de plus en plus, s'applique sur la face interne de la coquille de l'œuf, et, comme celle-ci, grâce à sa porosité laisse pénétrer l'air atmosphérique, elle joue le rôle, à une certaine période fœtale, d'*organe respiratoire*.

Jusqu'à présent l'appareil circulatoire du fœtus est encore dans un

état indifférent; *mais à partir de ce moment son développement peut se continuer suivant trois voies divergentes.*

Tantôt l'embryon abandonne l'œuf et, s'il vit dans l'eau (Anamniens), se sert de ses vaisseaux branchiaux, c'est-à-dire qu'il respire par des branchies et que l'allantoïde tout entière devient la vessie urinaire définitive (Amphibiens); s'il vit sur la terre (Sauropsidés), il respire par des

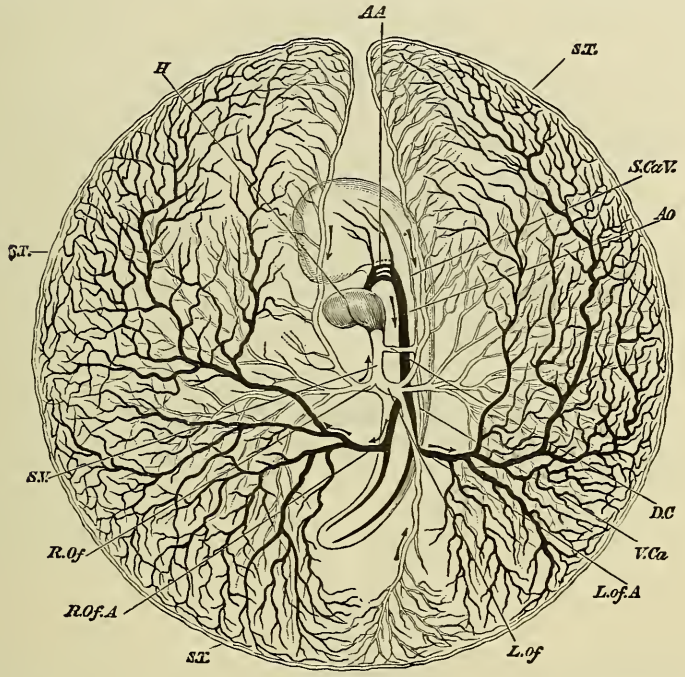


Fig. 262. — Schéma de la circulation du sac vitellin chez le *Poulet* à la fin du troisième jour de l'incubation (d'après Balfour).

H, cœur; *AA*, deuxième, troisième et quatrième arcs aortiques; le premier s'est oblitéré dans sa partie moyenne, mais il se continue par sa partie proximale avec la carotide externe et par sa partie distale avec la carotide interne ; *AO*, aorte dorsale; *L.Of.A*, artère vitelline gauche; *R.Of.A*, artère vitelline droite; *ST*, sinus terminalis ; *L.Of*, veine vitelline gauche; *R.Of*, veine vitelline droite; *SV*, sinus veineux; *DC*, canal de Cuvier; *S.Ca.V*, veine cardinale supérieure ; *V.Ca*, veine cardinale inférieure. Les veines sont représentées par un double contour, les artères en noir. Le blastoderme est séparé de l'œuf, il est supposé vu par sa face inférieure, d'où il suit que ce qui est à gauche dans la figure est à droite dans l'embryon et vice versa.

poumons, ses vaisseaux branchiaux et son allantoïde subissent une modification ou une réduction correspondante; cette dernière peut même s'atrophier et disparaître complètement (*certains Reptiles*, *tous les Oiseaux*).

Tantôt enfin l'embryon reste encore longtemps dans l'utérus; il se forme des villosités choriales; les vaisseaux allantoïdiens s'enfoncent dans la paroi utérine et affectent, avec le système vasculaire maternel, les rapports les plus étroits destinés à assurer l'échange des gaz et la nutrition du fœtus. Bref, il se développe une circulation placentaire, un placenta (voy. le chapitre relatif aux relations entre la mère et le fœtus).

Ces dispositions supérieures se rencontrent chez tous les embryons de Mammifères, sauf les *Monotrèmes* et les *Marsupiaux :* de là la division des Mammifères en deux groupes, les Implacentaires (*Aplacentalia*) qui comprennent les Monotrèmes et les Marsupiaux, et les Placentaires (*Placentalia*) qui renferment tous les autres ordres. Chez ces derniers l'allantoïde sert donc à amener à la paroi utérine les vaisseaux du

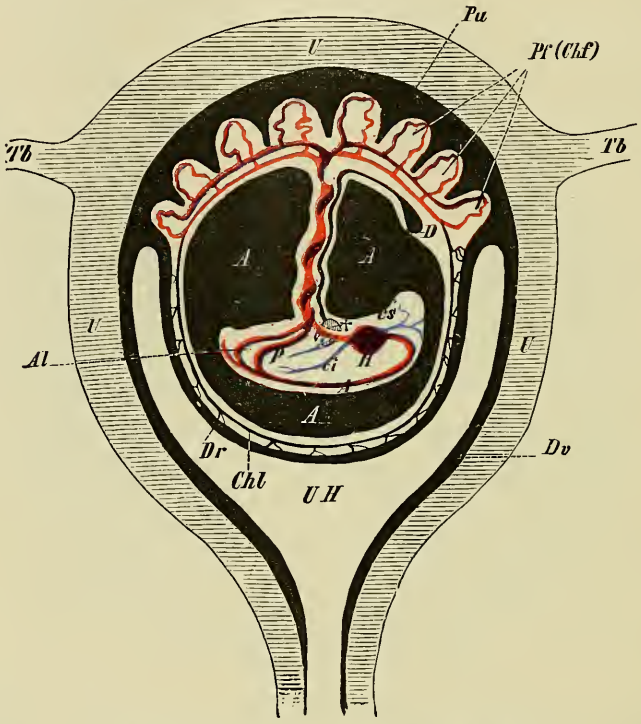


Fig. 263. — Coupe schématique de l'utérus gravide.
U, utérus; *Tb*, *Tb*, trompes; *UH*, cavité de l'utérus; *Dv*, caduque vraie qui en *Pu* devient le placenta utérin; *Dr*, caduque réfléchie; *Pf*, placenta fœtal (chorion rameux); *Chl*, chorion lisse; *A*, *A*, cavité de l'amnios remplie de liquide.
Dans l'intérieur se trouve l'embryon suspendu par le cordon ombilical. *H*, cœur; *Ao*, aorte; *ci* et *cs*, veines caves inférieure et supérieure; *p*, veine porte; *Al*, artères allantoïdiennes (artères ombilicales); †, foie traversé par la veine ombilicale; *D*, vésicule ombilicale rudimentaire.

fœtus, et dès que le placenta se trouve de la sorte formé, elle subit une atrophie. Sa portion extra-fœtale disparaît, sa portion intra-abdominale se transforme en un cordon fibreux plein (*ouraque*) et forme aussi la *vessie urinaire* définitive, ainsi que son canal excréteur (*urètre*) (voy. le chapitre relatif aux organes génito-urinaires).

Les *vaisseaux branchiaux*, pas plus chez les Mammifères que chez les Sauropsidés, à aucune des périodes du développement ne jouent aucun rôle dans la respiration ; celles de leurs parties qui ne disparaissent pas deviennent des vaisseaux importants du cou (*carotides*), du membre supérieur (*sous-clavières*), de la circulation pulmonaire (*artère pulmonaire*), ainsi que la racine double ou simple de l'aorte.

Le *nombre* des vaisseaux branchiaux, comme le montrent les *larves des Amphibiens*, certains *Dipnoïques* et *Ganoïdes*, est primitivement de *six*. Dans tous les cas il est certain *que dans ces formes animales l'artère pulmonaire naît de l'arc artériel du sixième arc viscéral.*

Et comme il est certain que chez tous les Vertébrés l'*artère pulmonaire* naît de la même paire d'arcs artériels, l'opinion admise jusqu'ici que chez les *Amniotes* elle dérive de la cinquième paire est forcément erronée. *Il faut donc que l'on ait méconnu la présence d'un arc artériel intermédiaire entre le quatrième et celui que l'on considère comme le cinquième*, en d'autres termes *le soi-disant cinquième arc artériel des Amniotes doit être en réalité le sixième*. Bref, il doit y avoir homologie complète entre les artères pulmonaires des Amphibiens et celles des Amniotes (Boas).

Cette supposition a été confirmée par les recherches de van Bemmelen sur les *Lacerta, Tropidonotus* et sur le *Poulet;* cet anatomiste a démontré, en effet, qu'il existe chez ces animaux *six* arcs artériels primitifs, que le cinquième s'atrophie de bonne heure, et que le sixième devient l'artère pulmonaire.

De nouvelles recherches montreront qu'il en est certainement de même chez les *Mammifères*, de sorte que la théorie des arcs artériels pourra être formulée de la façon suivante. Chez tous les Vertébrés pulmonés il se développe (ou il s'est développé *jadis*) *six* arcs artériels; les deux premiers, l'*arc maxillaire* et l'*arc hyoïde* disparaissent presque toujours de bonne heure; le second ne persiste que chez le *Lépidostée* et le *Polyptère;* les autres, le troisième, le quatrième. le cinquième et le sixième persistent chez les *Ganoïdes osseux*, les *Dipnoïques*, les *Téléostéens* et chez quelques *Amphibiens*. Chez le reste des Amphibiens le cinquième disparaît complètement à la fin de la période larvaire, et il en est de même chez les *Amniotes* pendant le cours de la période fœtale. La troisième paire d'arcs devient les *carotides* chez les *Amphibiens* ainsi que chez les *Amniotes;* la quatrième paire (ou, chez les *Oiseaux* et les *Mammifères*, un seul des arcs de cette paire) forme l'*aorte*, et la sixième paire (sauf chez le *Lépidostée* et les *Téleostéens* où le vaisseau correspondant à l'artère pulmonaire fait défaut) les artères pulmonaires (Boas).

Le Cœur et ses Vaisseaux.

Poissons.

A part l'*Amphioxus*, qui est dépourvu d'organe central moteur, chez tous les autres Poissons le cœur est bien développé et est situé en avant, dans la cavité du tronc, immédiatement en arrière de la tête. Il présente toujours le type fondamental que j'ai décrit plus haut. On y distingue, par conséquent, un *ventricule* (fig. 264 A, *V*) et une *oreillette*, qui reçoit le sang d'un *sinus veineux* et qui présente deux diverticules latéraux, les *auricules* (fig. 264 A, *a*,*a*). Par suite du rôle physiologique différent que ces deux chambres cardiaques ont à remplir, leurs parois présentent une structure différente. La paroi musculaire de l'oreillette est mince, celle du ventricule est épaisse; ses fibres musculaires forment un réseau saillant sur la face interne ou même aussi des *colonnes charnues;* c'est là un fait général chez tous les Vertébrés (fig, 264 C, *A*).

Au point de réunion entre le ventricule et l'oreillette, au niveau de l'*orifice auriculo-ventriculaire*, il existe dans la règle deux valvules membraneuses (fig. 264 C, *a*,*a*) ou quelquefois davantage (jusqu'à six). Le *tronc artériel* en renferme un bien plus grand nombre disposées en rangées (fig, 264 C, *Ca*, *b*). Elles sont surtout nombreuses chez les *Sélaciens* et les *Ganoïdes;* mais les postérieures, c'est-à-dire celles qui sont

le plus rapprochées du ventricule, présentent déjà parfois la tendance à s'atrophier. La rangée antérieure seule ne s'atrophie jamais et c'est elle qui correspond à la rangée *unique* de valvules, située entre le ventricule et le bulbe chez les *Téléostéens*. Chez ces animaux, le *cône artériel* a subi une atrophie correspondante, de sorte que fréquemment le *bulbe artériel* se continue directement avec le ventricule (fig. 264 B, *Ba*).

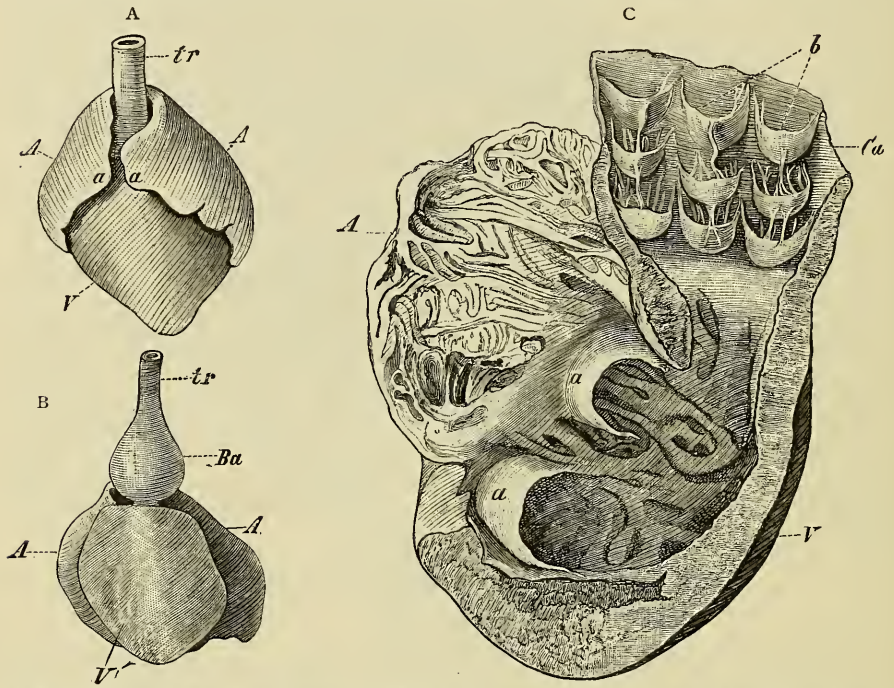


Fig. 264. — Cœur de différents *Poissons*. A, *Marteau;* B, *Silurus glanis;* C, *cœur d'un Squale fendu.* *A,A*, oreillettes; *V*, ventricule; *Ba*, bulbe artériel ; *tr*, tronc artériel. En *C*, *a,a*, désignent les valvules auriculo-ventriculaires ; *b*, les valvules du cône artériel (*Ca*).

Le cœur des Poissons ne renferme que du sang veineux, qu'il chasse à travers les *artères branchiales* (fig. 265, *a*) dans les *capillaires des branchies* (*R*), d'où, après s'être oxygéné, il passe dans les veines branchiales (*b*). Nous avons expliqué plus haut comment ces dernières se continuent avec les racines de l'aorte.

Dipnoïques.

Chez les *Dipnoïques*, le cœur est également situé très en avant, près de la tête, mais il présente déjà un degré de développement plus élevé, intermédiaire à celui qu'il offre chez les *Poissons* et chez les *Amphibiens* et qui est en rapport avec le double mode de respiration de ces animaux par des *poumons* et par des *branchies*. L'oreillette et, jusqu'à un certain point, le ventricule sont divisés en deux compartiments par une *cloison*. Le *cône artériel* est contourné en spirale; il possède chez les

Urodèles huit rangées transversales de valvules et commence également à se diviser en deux parties. Cette division est complète chez le *Protopterus*, de sorte que dans son intérieur circulent côte à côte *deux courants sanguins*, l'un *artériel*, l'autre *veineux* (fig. 266, *a*, *b*) ; le premier donne passage au *sang des veines pulmonaires* qui est chassé par les contractions successives de l'oreillette et du ventricule gauche dans les

Fig. 265.

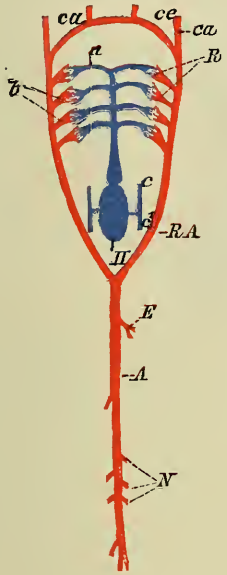


Fig. 265. — Schéma de l'appareil circulatoire des *Poissons*.
H, cœur ; *c*, *c*¹, veines cardinales antérieure et postérieure ; *a*, artères branchiales ; *R*, réseau capillaire des vaisseaux branchiaux ; *ce*, cercle céphalique ; *ca*, carotide ; *RA*, racine de l'aorte ; *A*, aorte abdominale ; *E*, artère viscérale ; *N*, artères rénales.

Fig. 266.

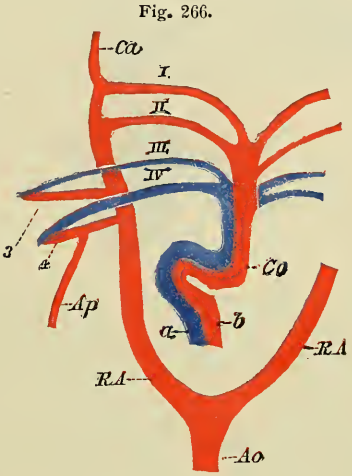


Fig. 266. — Schéma de la circulation branchiale du *Protopterus*.
Co, cône artériel, qui se divise en deux compartiments *a* et *b* ; *b* est traversé par le sang artériel qui se rend dans les deux artères branchiales antérieures (*I* et *II*) ; *a* est traversé par le sang veineux qui se rend aux deux artères branchiales postérieures (*III* et *IV*) ; *3* et *4* désignent les veines branchiales et les capillaires branchiaux ; *Ap*, artère pulmonaire ; *RA*, racine de l'aorte ; *Ao*, aorte ; *Ca*, carotide.

deux premières artères branchiales (fig. 266, *I*, *II*). Le courant veineux, au contraire, vient du ventricule droit et arrive, après que le sang s'est oxygéné dans la troisième et la quatrième artère branchiale, dans les racines correspondantes de l'aorte par l'intermédiaire des veines branchiales correspondantes (*III*, *IV*, *3*, *4*, *RA*). L'*artère pulmonaire*, qui aboutit au poumon, part de chaque côté de la veine branchiale postérieure (fig. 266, *Ap*), de sorte que le sang s'oxygène une seconde fois avant de revenir par les veines pulmonaires au cœur, c'est-à-dire dans l'oreillette gauche.

Amphibiens.

A l'exception des *Gymnophiones* où le cœur est rejeté en arrière, chez tous les autres Amphibiens il est encore situé très en avant dans

le thorax, au-dessous des premières vertèbres. Il existe aussi, comme chez les *Dipnoïques*, une *cloison ventriculaire* plus ou moins complète. Entre les oreillettes et le ventricule on trouve toujours deux véritables valvules sigmoïdes fibreuses, qui sont reliées à la paroi ventriculaire par des filaments.

Le ventricule est simple; ni chez les *Urodèles* ni chez les *Anoures* on n'y voit de traces de cloison, de sorte que le sang qui en sort est du *sang mélangé* (fig. 267). En général, il est court et arrondi; il n'est

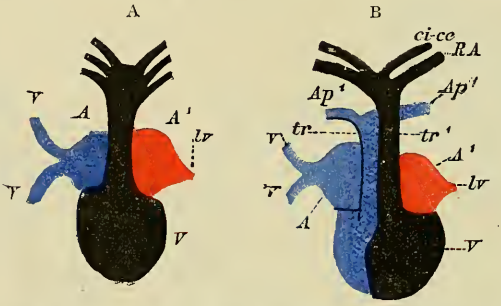


Fig. 267. — Schéma de la circulation du sang dans le cœur des *Urodèles* et des *Anoures*.
A, oreillette droite; *A'*, oreillette gauche; *V*, ventricule; *tr*, tronc artériel divisé chez les Anoures en deux parties (*tr*, *tr*¹). *tr* est traversé par du sang veineux qui se rend dans les artères pulmonaires (*Ap*, *Ap*¹); *tr*¹, est traversé par du sang mélangé qui va dans les carotides *ci* et *ce* et dans les racines de l'aorte *RA*; *lv*, *lv*, veines pulmonaires; *v*,*v*, veines du corps qui se déversent dans l'oreillette droite.

allongé que chez l'*Amphiuma*, le *Proteus* et les *Gymnophiones*. En avant il se continue, comme chez les *Sélaciens*, les *Ganoïdes* et les *Dipnoïques* avec un *cône*, auquel fait suite un *tronc artériel*. Le premier est (typiquement) contourné en spirale; il possède une rangée transversale de valvules à ses deux extrémités et présente un *repli spiral* qui fait saillie dans son intérieur (1). Tel est le cas par exemple chez l'*Axolotl*, l'*Amblystoma*, les *Salamandra*, *Amphiuma* et *Siren*. Dans d'autres genres, *Menobranchus*, *Proteus*, *Gymnophiones*, etc., on observe des atrophies, qui se manifestent par le redressement du cône, la disparition du repli spiral et d'une rangée de valvules.

Chez les *Anoures*, le repli situé dans le tronc (ou le cône) s'étend si loin en arrière qu'aucune partie de cet organe ne reste indivise. Il en résulte que la portion des vaisseaux branchiaux, d'où provient l'*artère pulmonaire*, ne renferme que du *sang veineux*, et l'autre portion du *sang mélangé* (fig. 267 B).

Comme chez les *Dipnoïques*, du tronc artériel (court) naissent de chaque côté chez les *Amphibiens quatre artères branchiales* qui, chez la larve de *Salamandre*, que nous pouvons prendre pour type, présentent la disposition suivante.

Les trois antérieurs se rendent à un même nombre de touffes de branchies, où elles se résolvent en un réseau de capillaires (fig. 268, *1*, *2*, *3*). De ce réseau partent trois veines branchiales (*I*, *II*, *III*), qui se recourbent

(1) Le repli spiral est formé par la fusion de plusieurs valvules.

en dessus, et se réunissent pour former de chaque côté la racine de l'aorte (*RA*). La quatrième artère branchiale (plus grêle) ne se rend pas dans une branchie, mais se déverse dans l'*artère pulmonaire* qui provient de la troisième veine branchiale (fig. 268, *4*, *Ap.*). L'artère pulmonaire renferme par conséquent beaucoup plus de sang artériel que de sang veineux et le poumon de la *larve de Salamandre* se comporte comme une *vessie natatoire :* il est incapable de fonctionner comme organe respiratoire.

La première veine branchiale fournit en dedans la *carotide interne* (*ci*) et en dehors la *carotide externe* (*ce*) (1).

Cette dernière communique en avant avec la première veine branchiale (*1*) par un réseau anastomotique (†), d'où provient plus tard la *glande carotidienne* de l'animal adulte, qui joue le rôle de cœur accessoire. Comme le montre la figure 268, il existe en *a*, *a* des communications directes entre la deuxième et la troisième artère branchiale d'une part et les veines branchiales correspondantes d'autre part.

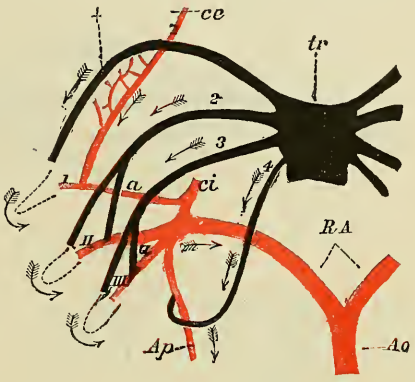


Fig. 268. — Arcs artériels d'une *larve de Salamandre*, légèrement schématisés (d'après J. E. V. Boas).

tr, tronc artériel; *1* à *4*, les quatre artères branchiales, dont la dernière (*4*) se réunit à l'artère pulmonaire (*Ap*); *I* à *III*, veines correspondantes; *a*, *a*, anastomoses directes entre la deuxième artère et la deuxième veine branchiale, la troisième artère et la troisième veine branchiale; *ce*, carotide externe; *ci*, carotide interne; †, réseau anastomotique entre la carotide externe et la première artère branchiale (future glande carotidienne); *RA*, racine de l'aorte; *AO*, aorte. Les flèches indiquent la direction du courant sanguin.

Vers la fin de la période larvaire la deuxième veine branchiale devient plus volumineuse, et il en est de même du quatrième arc artériel. Celui-ci fournit à cette époque, où l'anastomose avec la troisième veine branchiale est devenue moins considérable, la plus grande partie du sang qui circule dans l'artère pulmonaire, c'est-à dire que celui-ci est maintenant beaucoup plus veineux qu'artériel. La respiration branchiale cesse alors, et il en résulte que les anastomoses des arcs vasculaires deviennent directes et n'ont plus lieu par l'intermédiaire des capillaires (fig. 269, *2*, *3*, *4*). Enfin la communication entre le premier et le deuxième arc vasculaire disparaît, et, tandis que celui-là forme le système des carotides et celui-ci la volumineuse racine de l'aorte (fig. 269, *ce*, *ci*, *RA*), une anastomose persiste pendant toute la vie entre le quatrième arc vasculaire qui devient l'artère pulmonaire et le deuxième ou le troisième arc (fig. 269, †). Cette anastomose est le canal de Botal.

Le troisième arc subit les modifications les plus considérables;

(1) Je renverrai pour plus amples détails, notamment en ce qui concerne l'arc vasculaire antérieur (*artère hyo-mandibulaire*) au travail de F. Maurer. Voyez aussi le chapitre relatif aux organes de la respiration.

il peut n'être développé que d'un côté ou faire complètement défaut.

Chez les *larves des Anoures* il existe également de chaque côté quatre artères branchiales, mais elles ne communiquent avec les veines correspondantes que par des réseaux capillaires ; il n'y a jamais d'anas-

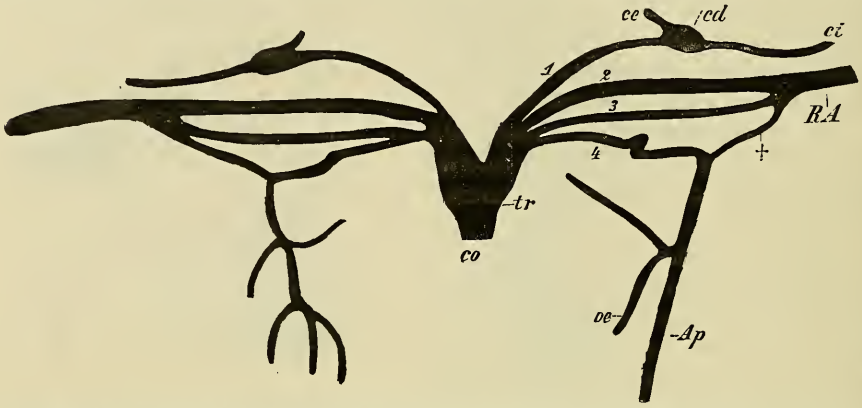


Fig. 269. — Arcs artériels étalés de la *Salamandra maculosa* adulte (d'après J. E. V. Boas). *Co*, cône ; *tr*, tronc artériel ; *1* à *4*, les quatre arcs artériels ; *ce*, carotide externe ; *cd*, glande carotidienne ; *ci*, carotide interne. Le quatrième arc artériel, qui devient l'artère pulmonaire (*Ap*), s'est accru considérablement et ne communique plus avec le deuxième ou le troisième arc que par un canal de Botal très grêle (†) ; *RA*, racine de l'aorte ; *oe*, rameaux œsophagiens.

tomoses directes (fig. 268, *a*, *a*). La conséquence en est que chez elles *tout le sang* est oxygéné.

Dans la *Grenouille adulte* le troisième arc artériel est complètement oblitéré et le premier entièrement séparé du second. Pour le reste la disposition est la même que dans la *Salamandre*.

Reptiles.

Ici, comme d'ailleurs chez tous les *Amniotes*, le cœur se développe très en avant, dans le cou, dans le voisinage des fentes branchiales ; mais plus tard, lorsque le cou se forme, il est rejeté plus loin en arrière dans la cavité thoracique que chez les Anamniens (1). Il en résulte que le nerf vague, source importante d'innervation du cœur est entraîné en arrière dans une étendue correspondante et que, d'autre part, les *carotides* qui se dirigent dans la tête, de même que les *veines jugulaires* qui en partent, acquièrent une plus grande longueur.

Le principal progrès qu'il présente sur le *cœur des Amphibiens* consiste dans la présence d'une *cloison ventriculaire*, que celle-ci soit incomplète comme chez les *Sauriens*, les *Ophidiens* et les *Chéloniens*, ou complète comme chez les *Crocodiliens* (2). Deux troncs vasculaires se

(1) Sa position extrême en avant s'observe chez les *Lacertiliens* et les *Chéloniens* ; sa position extrême en arrière chez les *Amphisbènes*, les *Serpents* et les *Crocodiliens*.

(2) Il existe d'ailleurs encore ici un petit orifice de communication entre les deux ventricules, le *foramen de Panizza*. Non loin de là on trouve, comme chez les *Tortues*, entre l'origine de l'aorte gauche et de l'artère pulmonaire un petit *cartilage hyalin*.

réunissent toujours pour former l'aorte, ou en d'autres termes, il existe toujours deux *crosses aortiques* (*racines de l'aorte*), l'une *droite*, l'autre *gauche* (fig. 270 C, † et *). Chacune d'elles peut être à son tour formée à son origine (fig. 270 A, *1*, *2*) de deux arcs vasculaires anasto-

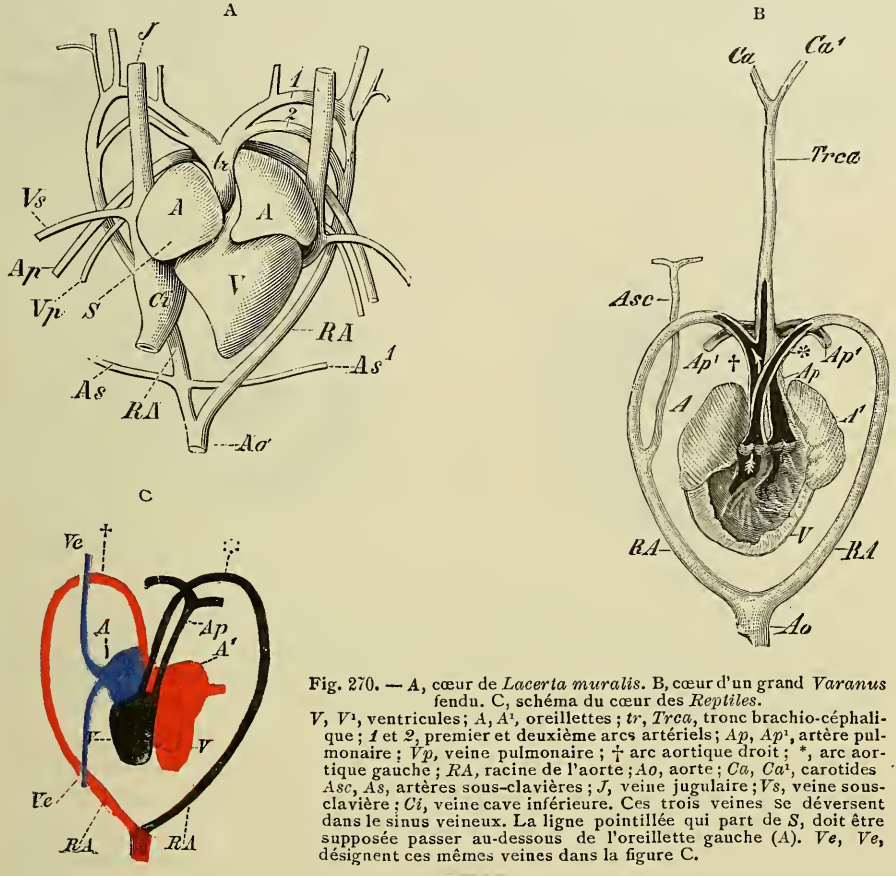


Fig. 270. — *A*, cœur de *Lacerta muralis*. B, cœur d'un grand *Varanus* fendu. C, schéma du cœur des *Reptiles*.
V, *V*¹, ventricules; *A*, *A*¹, oreillettes ; *tr*, *Trca*, tronc brachio-céphalique ; *1* et *2*, premier et deuxième arcs artériels; *Ap*, *Ap*¹, artère pulmonaire ; *Vp*, veine pulmonaire ; † arc aortique droit ; *, arc aortique gauche ; *RA*, racine de l'aorte ; *Ao*, aorte ; *Ca*, *Ca*¹, carotides *Asc*, *As*, artères sous-clavières ; *J*, veine jugulaire ; *Vs*, veine sous-clavière ; *Ci*, veine cave inférieure. Ces trois veines se déversent dans le sinus veineux. La ligne pointillée qui part de *S*, doit être supposée passer au-dessous de l'oreillette gauche (*A*). *Ve*, *Ve*, désignent ces mêmes veines dans la figure C.

mosés entre eux (*Lacerta*) ou d'un *seul* (*certains Sauriens*, *Ophidiens*, *Chéloniens*, *Crocodiliens*, fig. 270 B, *RA*, *RA*). L'arc vasculaire postérieur est l'*artère pulmonaire* (*Ap*, *Ap*¹). Le sang du ventricule droit est chassé dans cette dernière ainsi que dans la crosse aortique gauche, et, suivant que la cloison ventriculaire est complète ou incomplète, il est entièrement veineux (*Crocodiliens*) ou *mélangé* (*les autres Reptiles*, fig. 270 C).

Les *valvules* ont subi chez les Reptiles une réduction considérable, car il n'existe jamais au niveau des orifices auriculo-ventriculaires, ainsi qu'à l'origine des aortes et de l'artère pulmonaire, qu'une seule rangée de valvules, et il en est de même chez tous les autres Amniotes.

Oiseaux et Mammifères.

La séparation des oreillettes et celle des ventricules est ici toujours complète, et nulle part le sang artériel ne se mélange avec le sang veineux. Les ventricules par suite de leur développement considérable jouent le rôle principal; leur musculature est excessivement compacte et volumineuse. C'est surtout le cas pour le ventricule gauche, qui porte sur sa face interne des *muscles papillaires* et qui est enveloppé en quelque sorte dans une moitié de sa circonférence par le ventricule droit, dont la paroi musculaire est beaucoup plus mince (fig. 271 B, *Vd*, *Vg*).

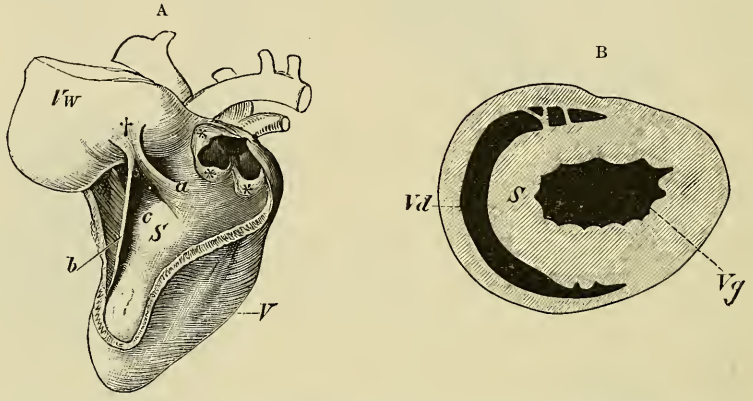


Fig. 271. — A, cœur de *Cygne*, dont le ventricule droit est ouvert.
Vw, paroi antéricure du ventricule rejetée en haut, de sorte que la valvule auriculo-ventriculaire qui s'attache à cette paroi par deux replis musculaires (*a* et *b*) se trouve être tendue; †, insertion de la valvule sur la paroi antérieure du ventricule; *c*, entrée dans l'orifice auriculo-ventriculaire; *S*, cloison des ventricules; ***, les trois valvules semi-lunaires de l'artère pulmonaire; *V*, ventricule gauche.
B, coupe transversale du ventricule droit (*Vd*) et du ventricule gauche (*Vg*) du cœur de la *Grus cinerea*. *S*, cloison des ventricules.

De même que chez les *Mammifères*, l'oreillette droite reçoit chez les *Oiseaux* le sang veineux du corps par les veines caves supérieure et inférieure, ainsi que le sang veineux des parois du cœur par la *veine coronaire;* elle est séparée du ventricule droit par une valvule bien développée. Celle-ci (fig. 271 A, *a*, *b*, *c*, †) présente du reste une configuration que l'on ne retrouve plus chez les Mammifères. Chez ces derniers elle est remplacée par une valvule partagée en trois languettes (*valvule tricuspide*), qui est fixée par des cordes tendineuses à la paroi ventriculaire. Par contre, ces deux groupes d'animaux se ressemblent en premier lieu par la présence de trois valvules sigmoïdes, semi-lunaires à l'origine de l'artère pulmonaire et de l'aorte (fig. 271 A, ***) et secondement par la conformation de la valvule *bicuspide* ou *mitrale*, située entre l'oreillette et le ventricule gauches, et composée de deux voiles membraneux.

Quant aux gros troncs vasculaires qui partent du cœur, ceux des Oiseaux se distinguent de ceux des Mammifères en ce que chez les

premiers c'est l'arc artériel (4e) *droit* qui devient la crosse de l'aorte, chez les seconds l'arc artériel *gauche*, tandis que son congénère du côté opposé forme quelquefois l'*artère sous-clavière*. *Dans un cas comme dans l'autre il n'y a jamais qu'une seule crosse aortique.*

L'arc vasculaire postérieur forme chez les *Oiseaux* et chez les *Mammifères*, comme on l'a vu plus haut, le système de l'artère pulmonaire, tout comme chez les *Amphibiens* et les *Reptiles*.

Pour plus amples détails, en particulier en ce qui concerne le développement du cœur des Mammifères et à la communication qui

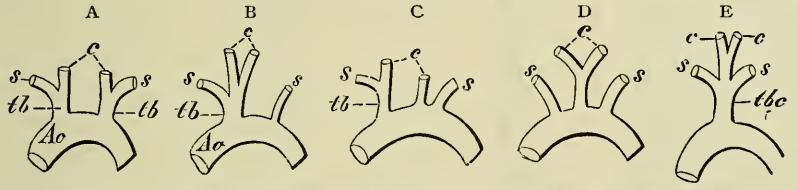


Fig. 272. — Cinq modes d'origine des gros troncs artériels sur la crosse de l'aorte.
Ao, crosse de l'aorte; *tb*, tronc brachio-céphalique; *tbc*, tronc brachio-céphalique commun; *c*, carotides; *s*, artères sous-clavières.

existe au début entre les deux oreillettes (*trou ovale* ou *trou de Botal*), de telle sorte que le sang de la veine se déverse dans l'oreillette gauche, je renverrai aux Traités d'embryologie.

Le mode d'origine des *carotides* et des *sous-clavières* présente chez les *Mammifères* de très grandes variations, qui résultent de ce que ces vaisseaux naissent séparément ou se confondent à des degrés divers les uns avec les autres. C'est ainsi qu'il existe, suivant les groupes, un *tronc brachio-céphalique* de chaque côté (fig. 272 A) ou un seul *tronc brachio-céphalique commun* (E), ou enfin un seul *tronc carotidien commun*, tandis que les sous-clavières naissent directement de la crosse aortique de chaque côté (D), etc.

Système artériel.

Nous avons déjà dit, à plusieurs reprises, qu'il existe chez tous les Vertébrés un grand vaisseau situé dans l'axe du corps, au-dessous de la colonne vertébrale, l'*aorte*, formée par la réunion des vaisseaux branchiaux. De ces derniers proviennent aussi les *carotides* qui se rendent dans la tête et au cou, la carotide *interne* qui apporte le sang nécessaire à la nutrition de l'encéphale, c'est-à-dire qui se rend principalement dans la cavité cranienne, la carotide *externe*, qui se distribue à la tête, à la face, à la langue et aux muscles masticateurs.

La *sous-clavière*, qui fournit le sang au membre antérieur, présente une origine très variable, tantôt symétrique, tantôt asymétrique. Elle provient tantôt encore des vaisseaux branchiaux, tantôt des crosses aortiques, tantôt seulement du tronc de l'aorte.

En pénétrant dans le membre, elle devient l'*artère axillaire*, et plus loin, dans le bras, l'*artère humérale ou brachiale*. Celle-ci se divise enfin

en deux branches destinées à l'avant-bras, l'*artère radiale* et l'*artère cubitale*, d'où proviennent à la face palmaire de la main chez les *Primates* les arcades palmaires profonde et superficielle, ainsi que les *artères des doigts*.

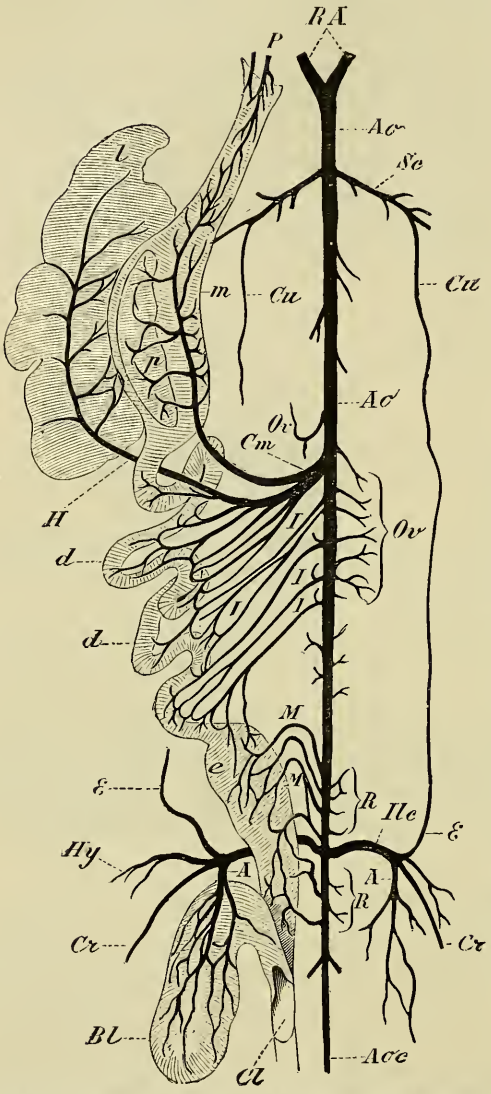


Fig. 273.—Système artériel de la *Salamandra maculosa*. *RA*, racine de l'aorte ; *Ao*, *Ao*, aorte ; *Sc*, artère sous-clavière, d'où se détache l'artère cutanée (*Cu*) ; cette dernière s'anastomose en arrière avec l'artère épigastrique (*E*) ; *Ov*, artères ovariennes ; *Cm*, artère cœliaco-mésentérique ; *H*, artère hépatique ; *I*, *I*, *I*, artères intestinales se distribuant dans l'intestin moyen ; *M*, *M*, artères du rectum ; *R*, *R*, artères rénales ; *Ilc*, artère iliaque primitive ; *Cr*, artère crurale ; *Hy*, artère hypogastrique ; *A*, *A*, artères allantoïdiennes ; *Aoc*, aorte caudale. *P*, pharynx et œsophage ; *m*, estomac ; *p*, pancréas ; *l*, foie ; *d*, *d*, intestin grêle ou intestin moyen ; *e*, *e*, intestin terminal ; *Bl*, vessie urinaire ; *Cl*, cloaque.

L'*aorte*, qui se divise en deux parties, l'une antérieure ou *aorte thoracique*, l'autre postérieure ou *aorte abdominale*, fournit les *artères intercostales*, *lombaires* et *intestinales*, qui se distribuent dans les parois du tronc, ainsi que dans les viscères thoraciques et abdominaux. Ces dernières se divisent en deux groupes principaux, l'un pour le *tube intestinal* avec ses *annexes glandulaires* (*foie*, *pancréas*) et la *rate*, l'autre pour l'*appareil génito-urinaire*. Les branches qui les constituent présentent les plus grandes variations sous le rapport du nombre et du volume. C'est ainsi que tantôt il n'existe qu'une seule *artère cœliaco-mésentérique* (fig. 273, *Cm*), tantôt une *artère cœliaque* séparée et plusieurs *artères mésentériques*, *intestinales* etc. Il en est de même des *artères rénales* et *génitales*.

La portion terminale de l'aorte abdominale, souvent située dans un canal formé par les arcs vertébraux inférieurs, porte le nom d'*artère caudale* (fig. 273, *Aoc*) ; son développement est proportionné à celui de la queue. Quand celle-ci est rudimentaire, comme chez les *Anthropoïdes* et chez l'*Homme*, cette artère est appelée *artère sacrée moyenne*, et dans ce cas les *artères*

iliaques, qui en partent dans la région pelvienne, paraissent en être la continuation (fig. 273, *Ilc*).

Ces deux gros vaisseaux se divisent en une *artère iliaque interne* ou *hypogastrique* destinée aux viscères du bassin, qui provient de la portion initiale des artères allantoïdiennes de l'embryon, et en une *artère iliaque externe* ou *crurale* destinée au membre postérieur (fig. 273, *Ilc*, *Hy*, *Cr*). Cette dernière peut aussi être remplacée par une *artère ischiatique*, qui sort du bassin sur la face dorsale (Oiseaux).

Dans le membre postérieur l'artère principale qui y arrive présente un mode de distribution semblable en général à ce que l'on observe dans le membre antérieur.

Système veineux (1)

Poissons.

Chez les *embryons de tous les* Poissons il existe une veine, au début paire, plus tard impaire, qui prend naissance dans la queue où elle constitue la *veine caudale*, se bifurque au niveau du cloaque qu'elle entoure, puis redevient impaire et longe la face ventrale de l'intestin tout entier. C'est là la veine sous-intestinale, qui a également des rapports avec le sac ombilical, et qui vers la fin de la période fœtale s'atrophie partiellement ou en totalité (2), ou dont l'extrémité proximale se transforme en *veine hépatique gauche*. La veine hépatique droite se développe séparément; mais toutes deux présentent en général en avant près du cœur de fortes dilatations sinueuses.

Lorsque la veine sous-intestinale est déjà en voie de s'atrophier, apparaît de chaque côté de l'aorte, en dedans des reins primitifs, un second système veineux, celui des veines cardinales. Ces veines sont appelées à jouer dans toute la série des Vertébrés, soit pendant la période fœtale seulement, soit pendant toute la vie (*Anamniens*) un rôle bien plus important que la *veine sous-intestinale*, qui chez les *Amniotes* ne se montre même plus dans le cours du développement (3).

Les *veines cardinales* — dans ce qui va suivre nous aurons surtout en vue la disposition qu'elles présentent chez les *Sélaciens* — sont en général symétriques, mais il n'est pas rare que la symétrie soit altérée ; il

(1) Le système veineux des *Anamniens* et en partie aussi celui des *Amniotes* a été récemment, de la part de F. Hochstetter, l'objet de recherches approfondies, qui servent de base à la description que nous en donnons. Nous devons également à cet anatomiste d'importantes notices sur les *veines cardinales* et sur les *veines vertébrales postérieures* des *Amniotes*.

(2) Chez les *embryons de Téléostéens* la *veine sous-intestinale* a des rapports importants avec le sac vitellin auquel elle apporte du sang ; elle disparaît plus tard. Chez les *Pétromyzontes* elle persiste dans toute son étendue et il en est de même chez l'*Amphioxus;* nous trouvons donc chez ces animaux une disposition primitive. Chez les *Sélaciens* cette veine ne persiste que dans la valvule spirale; chez les *Téléostéens* et les *Ganoïdes* elle disparaît complètement.

(3) On pourrait la comparer à la *veine vitello-intestinale*.

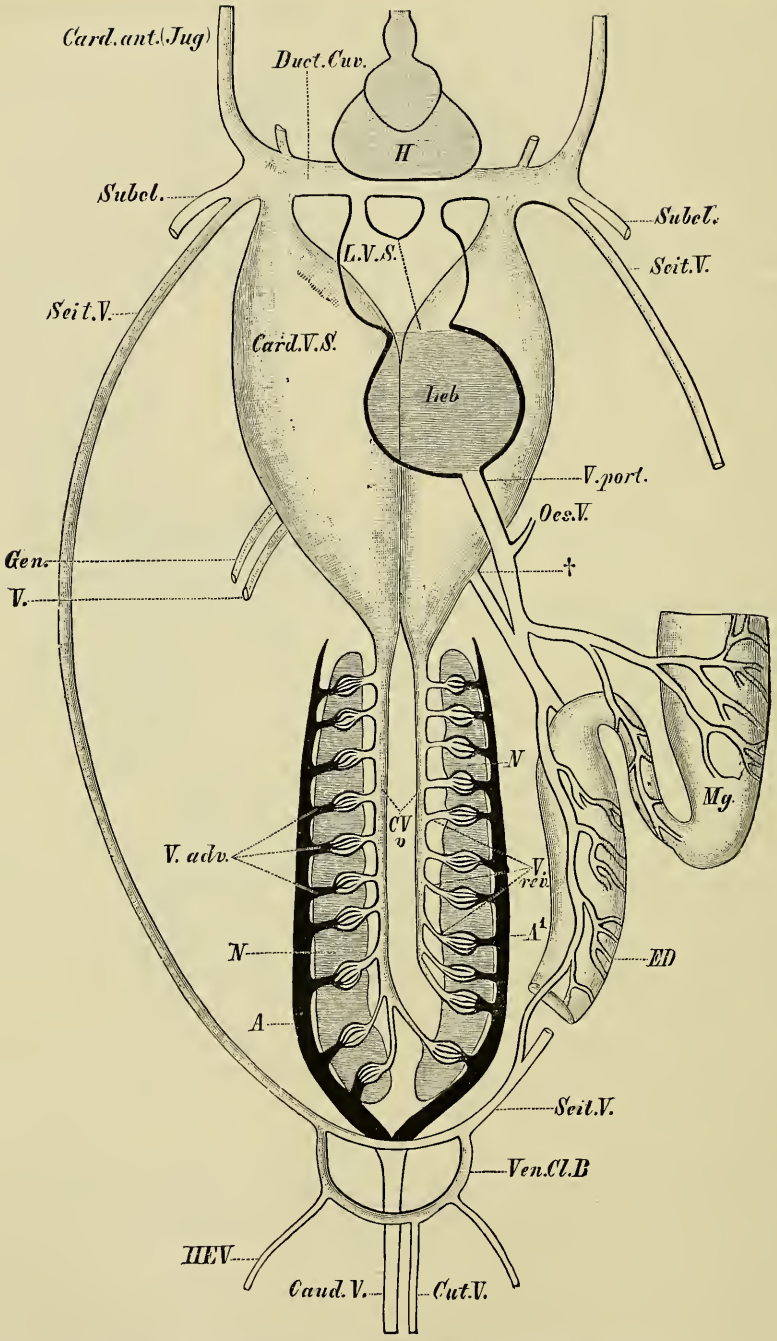


Fig. 274. — Schéma du système veineux des *Sélaciens*.
H, cœur ; *Duct. Cuv.*, canal de Cuvier; *Card. ant. (Jug)*, veine cardinale antérieure (jugulaire) ; *Subcl.*, veine sous-clavière; *Seit. V.*, veine latérale, qui naît d'un réseau veineux situé dans la région cloacale

(*Ven. Cl. B.*), d'une ou plusieurs veines cutanées de la queue (*Cut. V.*), des veines des parois du corps et des veines des nageoires abdominales (*HEV*); *Caud. V.*, veine caudale qui se divise en deux branches (*A*, A^1,) à l'extrémité distale des reins. Ces deux branches donnent naissance aux veines afférentes (*V. adv.*) de la circulation de la veine porte rénale; *V. rev.*, veines efférentes qui vont former les veines cardinales postérieures gauche et droite (*CV*); *Card. V.S.*, sinus des veines cardinales. Ces deux sinus communiquent sur la ligne médiane; *V. port.*, veine porte hépatique qui reçoit son sang en partie de l'intestin terminal (*ED*) et de l'estomac (*Mg*), en partie de l'œsophage (*Oes. V.*). Elle communique dans la région de l'intestin terminal avec une branche de la veine latérale. Une partie du sang s'écoule en † dans les sinus des veines cardinales. Dans ces derniers se déversent aussi les veines génitales (*Gen. V.*); *L. V.S*, sinus des veines hépatiques; *Leb*, foie.

peut même se faire que les veines cardinales d'un côté manquent complètement. Chez les *Sélaciens* (fig. 274), avant de déboucher dans les *canaux de Cuvier*, elles présentent des dilatations sinueuses, semblables à celles des *veines hépatiques* (caractère lacunaire).

On distingue, dans la règle, une *paire antérieure* et une *paire postérieure* de *veines cardinales*. Les premières, qui sont aussi appelées *veines jugulaires*, ramènent le sang de la tête et du cou; les autres prennent leur origine dans la région des reins primitifs et des organes sexuels, où arrive le sang de la région caudale et de la portion postérieure de l'intestin terminal et où elles peuvent former un *système porte* (disposition primitive), de sorte qu'on peut distinguer dans ce *système de la veine porte rénale* des *veines afférentes* et des *veines efférentes* (fig. 274) (1).

Les veines cardinales antérieures et postérieures débouchent à droite et à gauche du cœur dans un vaisseau transversal, le CANAL DE CUVIER, qui aboutit au *sinus veineux*, et dans lequel se déverse la veine du membre antérieur (fig. 274).

Le sang du *tube intestinal* est amené par le SYSTÈME DE LA VEINE PORTE en grande partie dans le *foie* où il traverse également un réseau de capillaires et d'où il sort par des veines efférentes (*veines sus-hépatiques*); il y a là une disposition semblable à celle que nous avons déjà décrite pour le *système de la veine porte rénale*. Le développement de la veine porte hépatique sera étudié plus loin.

Outre les gros tronc veineux dont nous venons de parler, il existe encore chez les Sélaciens les deux VEINES LATÉRALES, qui reçoivent le sang d'un réseau veineux situé dans le cloaque, le sang des veines des membres postérieurs, d'une ou de plusieurs veines cutanées de la queue ainsi que des parois du corps. Elles débouchent aussi dans le *sinus veineux*.

Ces veines latérales offrent un intérêt particulier, parce qu'elles ont leurs analogues dans la *veine abdominale* des *Amphibiens* et dans la *veine ombilicale* des *Amniotes*.

Amphibiens.

Les *Amphibiens*, à une certaine phase du développement de leur système veineux, présentent encore de nombreuses ressemblances avec les *embryons des Sélaciens*. Plus tard se montrent certaines différences, dont la principale consiste dans l'apparition d'une nouvelle veine, la VEINE CAVE INFÉRIEURE.

(1) La circulation de la veine porte rénale peut subir les modifications les plus diverses.

Elle prend naissance en arrière dans la région des reins primitifs et

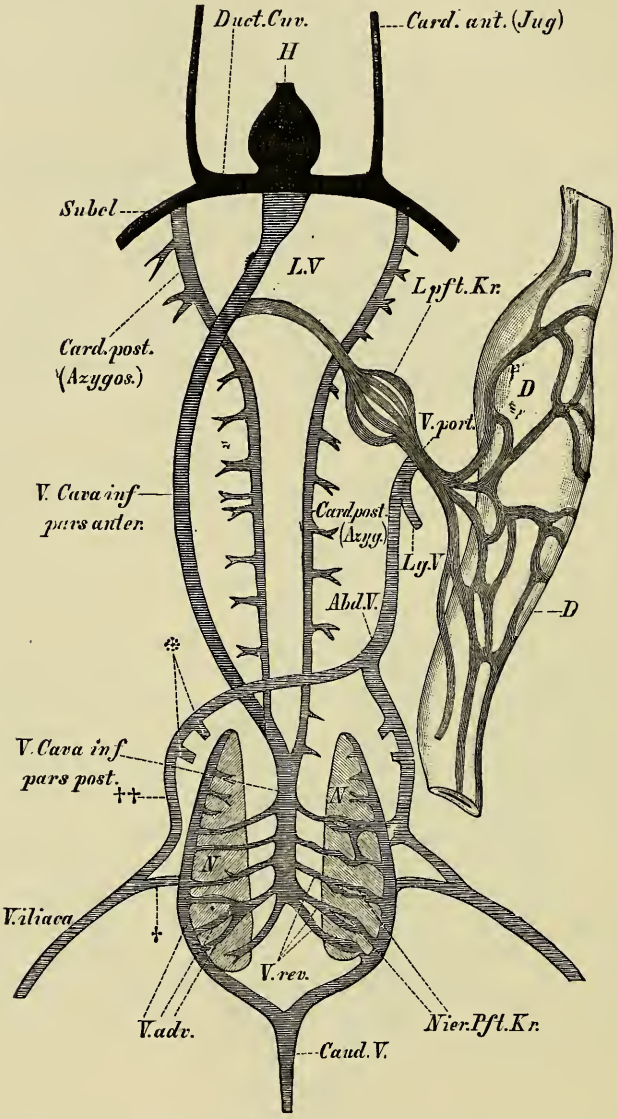


Fig. 275. — Schéma du système veineux de la *Salamandra maculosa*.

Caud. V., veine caudale, qui se divise au niveau de l'extrémité postérieure des reins (*N, N*) ; *V. adv.*, veines afférentes, et *V. rev.*, veines efférentes de la circulation de la veine porte rénale (*Nier. Pft. Kr.*); *V. iliaca*, veine iliaque qui se divise en une branche postérieure (†) et une branche antérieure (††); la première se rend dans le rein, la seconde se réunit à sa congénère pour former la veine abdominale (*Abd. V.*), mais avant elle reçoit des branches (*) qui viennent du cloaque, de la vessie et de la partie postérieure de l'intestin terminal ; *V. cava inf. pars. post*, partie postérieure et *V. cava inf. pars anter.*, partie antérieure de la veine cave postérieure ; *Card. ant.* (*Jug*), veine cardinale antérieure ou veine jugulaire ; *Card. post.* (*Azyg.*), veine cardinale postérieure ou veine azygos ; *Subcl*, sous-clavières ; *Duct. Cuv.*, canal de Cuvier ; *H*, cœur ; *D, D*, intestin sur lequel prend naissance la veine porte (*V. port.*) ; *Lg. V*, veine longitudinale de l'intestin ; *Lvft. Kr.*, circulation de la veine porte hépatique ; *L. V.*, veines sus-hépatiques.

résulte de la fusion des parties correspondantes des *veines cardinales*. En avant elle constitue une formation entièrement distincte. Chez les Urodèles et parmi nos Anoures chez le *Bombinator*, les portions des *veines cardinales* situées dans cette région du tronc ne disparaissent pas: elles persistent et forment, à droite et à gauche de l'aorte, la VEINE AZYGOS DROITE et la VEINE AZYGOS GAUCHE. Ces veines, qui peuvent aussi se fusionner en un seul tronc commun (*Triton*), ramènent le sang de la paroi du corps, du canal rachidien et en partie aussi des oviductes. Elles se dirigent en avant, c'est-à-dire vers la tête et viennent déboucher dans les veines du membre antérieur (*veines sous-clavières*). Leur volume est toujours très supérieur à celui de la *veine cave inférieure*, qui est destinée à jouer un rôle de plus en plus considérable. Lorsque, comme cela arrive réellement dans quelques cas exceptionnels, cette portion antérieure de la veine cave postérieure ne se développe pas, elles peuvent prendre un plus grand accroissement et la remplacer.

La veine cave inférieure ou postérieure des *Amphibiens* reçoit le sang des reins, du corps adipeux et des organes génitaux, et remplit par conséquent le rôle physiologique des veines cardinales postérieures des *Poissons*, qui tirent leur origine des veines efférentes du rein. Il existe aussi de nombreuses ressemblances entre les *Amphibiens* et les *Poissons* dans la disposition de la circulation rénale, c'est-à-dire dans la disposition des *veines afférentes*, de la *veine caudale* et aussi des *veines iliaques*. *Il existe par conséquent aussi chez les Amphibiens une* CIRCULATION DE LA VEINE PORTE RÉNALE.

Enfin il faut encore mentionner la VEINE ABDOMINALE qui recueille le sang du *cloaque*, de la *vessie*, de l'*extrémité de l'intestin terminal* et aussi des *parois ventrales du corps*. Son ébauche est paire (comp. les Poissons); elle est située dans la paroi abdominale, au-dessous du péritoine et se dirige en avant pour venir déboucher sur la face concave (dorsale) du foie dans la *veine porte* (après s'être réunie chez les *Urodèles* avec une veine longitudinale de l'intestin, représentant le reste de la *veine omphalo-mésentérique*, qui correspond peut-être au reste de la *veine sous-intestinale des Poissons*).

Pour le reste, notamment en ce qui concerne les courants veineux qui viennent de la tête et du cou, ainsi que le système de la veine porte de l'intestin ou du foie, les Amphibiens ne présentent aucune différence notable avec les Poissons (comp. les fig. 274 et 275).

Amniotes.

Chez les AMNIOTES les premières veines du corps qui se développent sont les *veines cardinales antérieures*, puis immédiatement après les *veines cardinales postérieures*. Comme chez les Anamniens elles se réunissent pendant la période fœtale au niveau du cœur dans les *canaux de Cuvier* primitivement transversaux (voy. fig. 274, 275).

Les *veines cardinales postérieures* prennent rapidement un grand ac-

croissement; elles sont situées, comme partout, sur les côtés de l'aorte et reçoivent leur sang principalement des *reins primitifs*. Plus tard le

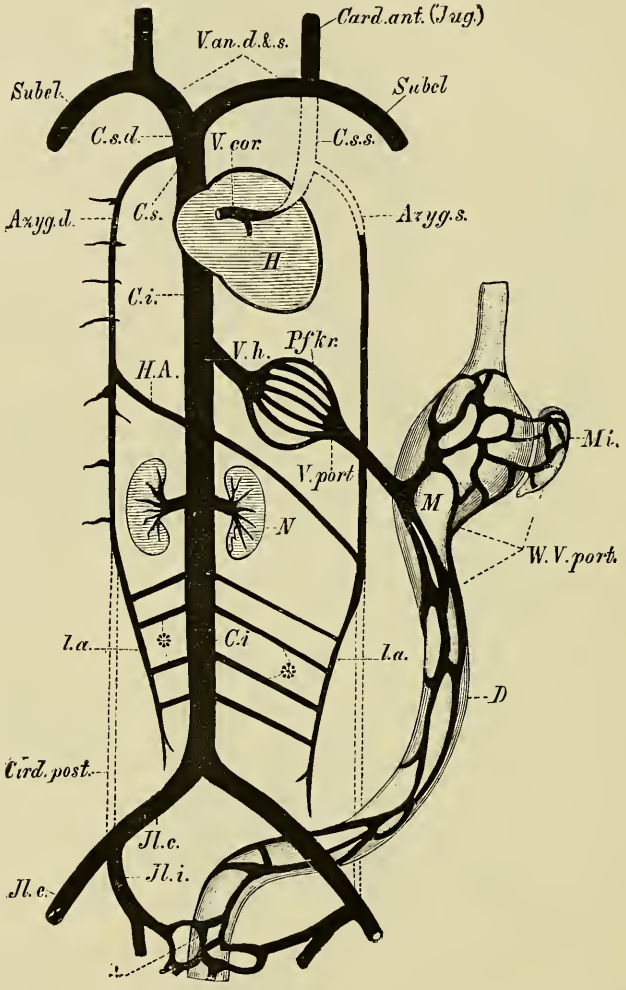


Fig. 276. — Schéma du système veineux des *Mammifères* et principalement de l'*Homme*.
H, cœur ; *M*, estomac ; *Mi*, rate ; *N*, rein ; *D*, intestin ; *Card. ant.* (*Jug*), veine cardinale antérieure (jugulaire); *Subcl*, sous-clavière qui de chaque côté se jette avec la jugulaire dans les troncs branchio-céphaliques droit et gauche (*V. an. d. et s.*); *C. s. d.*, veine cave supérieure droite qui reçoit la veine azygos droite (*Azyg. d.*); *C. s. s.*, veine cave supérieure gauche en voie d'atrophie ; sa portion terminale persiste seule et devient la veine coronaire (*V. cor.*); *Azyg. s.*, portion de la veine azygos gauche qui est en voie de s'atrophier ; *HA*, veine hémi-azygos ; *C. i*, veine cave inférieure ; *Jl. c.*, veine iliaque primitive ; *Jl. i.*, iliaque interne ; *Jl. e.*, iliaque externe ; †, intestin terminal, avec lequel le système de la veine porte et le système de la veine cave sont en rapport ; **, veines lombaires qui établissent la communication entre le système de la veine cave et un vaisseau longitudinal qui ne se développe que secondairement, la veine lombaire ascendante (*l. a.*); cette dernière rappelle : la veine vertébrale postérieure des Reptiles ; latéralement est située la veine cave postérieure en train de disparaître (*Card. post.*) ; *W. V. port.*, origine de la veine porte (*V. port*); *Pfkr.*, circulation de la veine porte dans le foie ; *V. h.*, veine sus-hépatique.

sang du tronc s'y déverse de plus en plus, et lorsque les membres se développent, elles sont encore renforcées par les branches que ceux-ci

leur envoient. Au membre postérieur, c'est d'abord la *veine hypogastrique* qui vient y déboucher, plus tard la *veine iliaque* (1).

Pendant ce temps la partie des *veines cardinales postérieures* située en avant des reins primitifs s'est atrophiée, tandis que la *veine cave inférieure* s'est développée d'avant en arrière aux dépens des *veines omphalo-mésentériques* qui se sont réunies en un tronc commun dans la région hépatique (voy. la circulation de la veine porte hépatique). Celle-ci prend un accroissement de plus en plus considérable en arrière, et finit par arriver en contact avec les reins primitifs dont elle recueille le sang veineux qu'elle conduit au cœur. Dans les reins se forme un réseau veineux, qui permet au sang des veines cardinales postérieures de s'écouler dans la *veine cave inférieure;* bref il se développe *transitoirement* chez les Amniotes (au moins chez les *Oiseaux*) un *système de la veine porte rénale.* Quand les reins définitifs apparaissent, celui-ci s'atrophie et le sang du bassin et des membres postérieurs passe par la *veine hypogastrique* et la *veine crurale* dans la *veine iliaque primitive*, qui débouche des deux côtés dans la *veine cave inférieure.*

Par suite de la disparition des reins primitifs, les *veines cardinales* se détruisent dans une certaine étendue. Mais, de même que leur partie postérieure, qui est venue se réunir à la *veine cave inférieure*, persiste et forme la *veine hypogastrique* et la *veine crurale* ou la *veine iliaque*, de même leur partie antérieure située, en avant des reins, persiste également. Elle n'existe d'ailleurs que chez les *Mammifères;* on ne la trouve pas chez les *Sauropsidés*, où elle s'est atrophiée (2). Chez eux elle est remplacée par de nouvelles veines, les VEINES VERTÉBRALES POSTÉRIEURES, *et ce sont celles-ci qui ramènent au cœur le sang des parois du tronc et du canal rachidien.*

Les *veines vertébrales postérieures,* qui au point de vue morphologique ont une importance secondaire, présentent dans leur mode d'apparition, leur situation et leur disposition dans les différentes formes les plus grandes variations, qui s'expliquent parce qu'elles ne se développent que secondairement. La cause prochaine de leur développement est l'atrophie des reins primitifs et l'atrophie correspondante de la partie antérieure des veines cardinales postérieures, de sorte que le sang veineux non seulement des reins primitifs, mais aussi du tronc et de la colonne vertébrale éprouve de grands obstacles pour s'écouler dans les veines cardinales. *Il en résulte qu'il se forme de nouveaux canaux de différentes sortes pour conduire le sang veineux au cœur.* Chez la Grenouille, par exemple (et il en est de même, soit dit en passant, chez la plupart des *Amniotes*), les veines se dilatent dans l'intérieur du canal rachidien et amènent le sang soit en arrière dans les veines rénales efférentes par l'intermédiaire des veines lombaires, soit dans les sous-clavières par l'intermédiaire des veines intercostales antérieures. Il ne se développe pas par conséquent ici de veines vertébrales postérieures. Dans d'autres cas, outre ces dilatations des veines du canal rachidien, on

(1) A cette époque non seulement les veines du membre postérieur, mais aussi celles du membre antérieur (veines *sous-clavières*) se déversent dans les veines cardinales postérieures, au moins chez le Poulet (Hochstetter).

(2) Le degré d'atrophie de cette portion antérieure des veines caves postérieures est d'ailleurs très variable chez les différents *Sauropsidés.*

voit encore apparaître des *anatomoses longitudinales* entre les veines intercostales, dont l'ensemble représente alors des deux côtés de la colonne vertébrale (soit au-dessous de l'origine des côtes [*Lacerta*], soit au-dessus [*Testudo*]), les *veines vertébrales postérieures.*

Dans certains cas il existe aussi des communications entre les veines intercostales (*Serpents*) ou les veines vertébrales postérieures d'une part et le *système de la veine porte* d'autre part.

Si l'on peut avec raison appeler ces veines, chez les *Reptiles* et les *Oiseaux*, *veines vertébrales*, on ne peut appliquer le même nom aux VEINES AZYGOS et DEMI-AZYGOS des *Mammifères.* Ces veines, dans la portion de leur trajet située le long de la face antérieure des vertèbres dorsales près de l'aorte, ainsi que dans leur terminaison dans les veines caves supérieures, sont, comme on l'a vu, les *restes des veines cardinales postérieures.* Les atrophies qui se manifestent aussi dans ces dernières sont en grande partie dues à l'atrophie de la *veine cave supérieure gauche.* Il en résulte que le sang veineux de certaines veines intercostales passe dans des anastomoses longitudinales semblables à celles qui existent chez les *Reptiles.* Mais celles-ci ne sont plus situées à côté de l'aorte; elles sont placées sur la face latérale du corps des vertèbres, au-dessous de la tête des côtes, et se distinguent par leur situation des vaisseaux qui proviennent des veines cardinales. En outre il y a des formations anastomotiques (ordinairement une seule) entre les restes des veines cardinales des deux côtés, et il vient s'y ajouter une chaîne d'anastomoses longitudinales (variable dans les différentes formes), désignée chez l'Homme sous le nom de *veine lombaire ascendante,* qui réunit de chaque côté les veines lombaires et qui est située sur la face inférieure des apophyses latérales des vertèbres sacrées, à côté du corps des vertèbres. Cette veine paire, considérée par plusieurs auteurs comme le reste des veines cardinales, n'a qu'une importance tout à fait secondaire. Son apparition est manifestement due à des causes mécaniques semblables à celles qui ont déterminé la formation des *veines vertébrales postérieures* chez les *Reptiles.*

Les VEINES CAVES SUPÉRIEURES se développent essentiellement aux dépens des *canaux de Cuvier.* Ceux-ci, qui prennent graduellement une direction oblique en arrière, reçoivent, par suite de la croissance de la tête, du cou et des membres antérieurs, une quantité de plus en plus grande de sang par la *veine jugulaire* et la *sous-clavière*, tandis que le débit des veines cardinales postérieures, dont le rôle se trouve en partie rempli par la veine cave inférieure, est par contre considérablement diminué.

Chez les *Reptiles*, les *Oiseaux* et *beaucoup de Mammifères*, les *deux veines caves supérieures* persistent pendant toute la vie; mais chez certains Mammifères et chez l'Homme la *veine cave supérieure gauche* subit une atrophie partielle. Une anastomose transversale s'établit à un moment entre cette dernière et la veine cave supérieure droite, de sorte que celle-ci augmente d'importance, tandis que la veine gauche se détruit graduellement. Finalement il ne reste plus de la veine cave supérieure gauche que sa portion terminale située dans le sillon coronaire du cœur. Cette portion recueille le sang veineux des parois du cœur et constitue la VEINE CORONAIRE (fig. 276). Cette atrophie entraîne, comme on l'a vu plus haut, l'atrophie de la portion antérieure de l'azygos gauche, dont le sang se déverse dès lors par une anastomose transversale, qui s'est développée secondairement, dans l'azygos droite. La gauche dès ce moment porte le nom de *veine demi-azygos* (fig. 276).

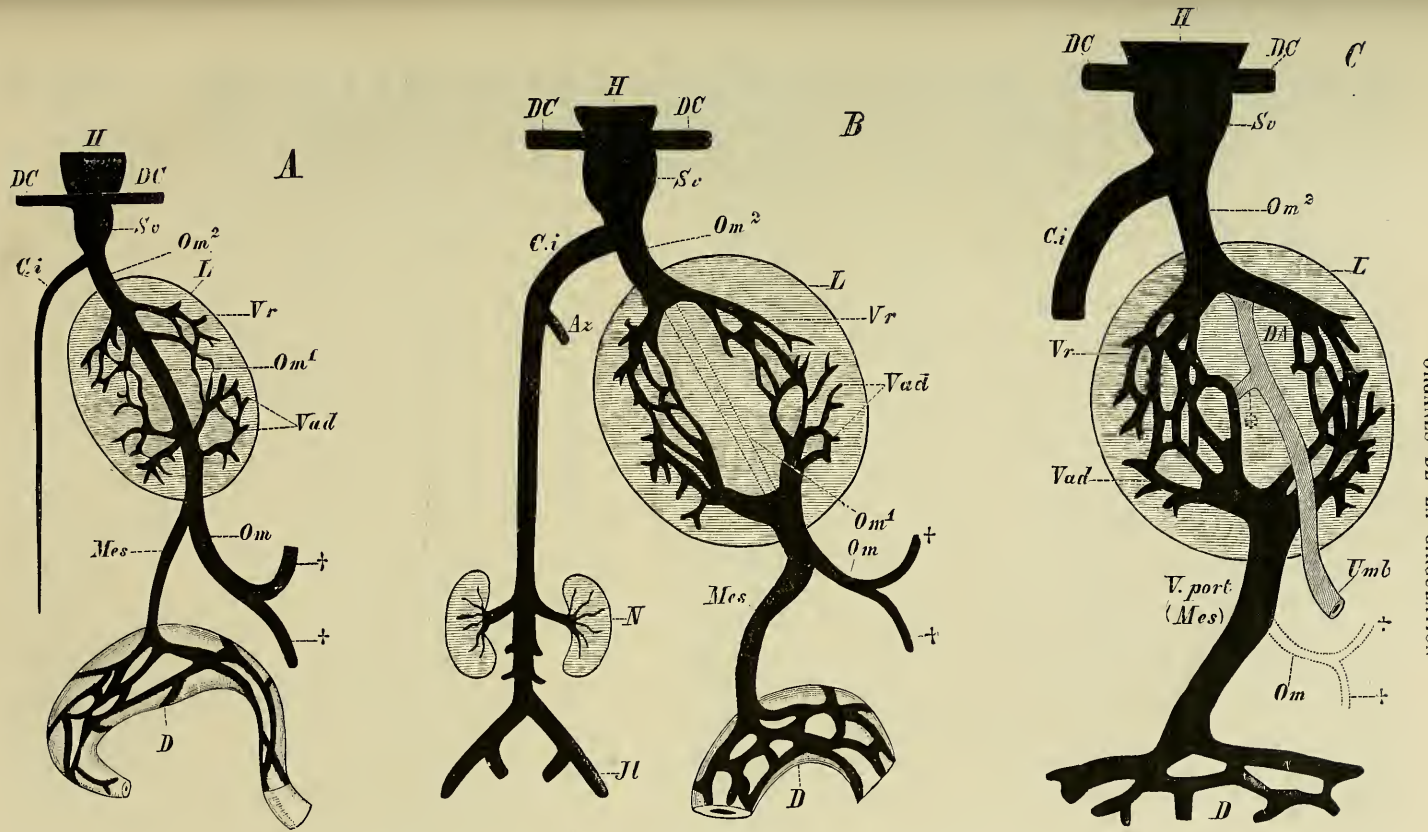


Fig. 277. — Développement de la circulation de la veine porte. A, première, B, deuxième et C, troisième phase.
H, cœur ; *Sv*, sinus veineux ; *DC*, *DC*, canaux du Cuvier ; *Ci*, veine cave inférieure ; *L*, foie ; *Om*, *Om*¹, *Om*², les trois parties de la veine omphalo-mésentérique ; la première montre encore en ++ sa duplicité primitive. Dans le stade B la deuxième partie (*Om*¹) située dans le foie disparaît, de sorte que *Om* et *Om*² ne communiquent plus à partir de ce moment que par des capillaires. Dans le stade C la partie initiale (*Om*) a complètement disparu, mais par contre la veine ombilicale (*Umb*) s'est développée. *DA*, canal veineux d'Arantius ; *, communication de la veine ombilicale avec les capillaires du foie ; *Vr*, veines efférentes ; *Vad*, veines afférentes ; *Mes*, veine mésentérique, plus tard veine porte (*V. port.*), qui amène le sang de l'intestin ; *Az*, veine azygos, *Jl*, veine iliaque ; *N*, rein.

Pour terminer, encore un mot sur la CIRCULATION DE LA VEINE PORTE HÉPATIQUE, dont il a déjà été question à plusieurs reprises.

Les premières veines qui se développent chez tous les *Amniotes* sont les VEINES VITELLINES OU OMPHALO-MÉSENTÉRIQUES. Elles recueillent le sang de l'aire vasculaire et le déversent dans deux gros troncs principaux qui se dirigent vers la tête, de chaque côté de la gouttière intestinale. En arrière du cœur, au-dessous de l'intestin, ceux-ci se fusionnent pour donner naissance au *sinus veineux*. Le foie en se développant entoure le tronc commun des veines vitellines, qui envoie des branches dans le tissu hépatique (*veines afférentes*), et qui en reçoit des *veines efférentes*, d'où dérivent plus tard les VEINES SUS-HÉPATIQUES *droite* et *gauche*. En même temps la portion de ce tronc situé dans l'intérieur du foie s'atrophie et finalement disparaît entièrement, *de sorte que dès lors tout le sang des veines omphalo-mésentériques passe par les veines afférentes, par les capillaires du foie et par les veines efférentes*. Il en est de même de la VEINE MÉSENTÉRIQUE, qui s'est développée sur ces entrefaites dans la région intestinale et qui constitue l'origine proprement dite de la *veine porte*. Sa portion terminale s'abouche avec le tronc commun des deux veines vitellines avant qu'il ne s'enfonce dans le foie, et le vaisseau volumineux qui résulte de leur réunion forme le *tronc* de la VEINE PORTE.

La portion des *veines omphalo-mésentériques* située en dehors du foie disparaît graduellement avec le sac ombilical, et le système tout entier des *veines afférentes* n'est plus alimenté alors que par la *veine porte* dont l'importance s'accroît graduellement à mesure que l'intestin se développe.

Aux gros vaisseaux veineux que nous venons d'énumérer s'en ajoute encore un autre volumineux, la VEINE OMBILICALE OU ALLANTOÏDIENNE, primitivement paire comme les veines vitellines chez tous les Amniotes. Les deux veines ombilicales se développent dans l'*ébauche de l'allantoïde*, mais au début elles ne remplissent presque exclusivement que le rôle de veines de la paroi ventrale. Plus tard, à mesure que l'allantoïde s'accroît, elles affectent des rapports de plus en plus importants avec elle, ainsi que dans certains cas avec les *villosités choriales* et le *placenta*. En d'autres termes, les veines ombilicales (ou une seule) forment chez les Mammifères qui présentent un *placenta maternel* et *fœtal* les voies efférentes qui conduisent au fœtus le sang artérialisé dans l'organisme maternel. Le même rôle physiologique est dévolu à la *circulation artérielle* chez les *Sauropsidés*, où le sang vient s'oxygéner au contact de l'air qui a traversé les pores de la coquille. Chez eux le réseau vasculaire de l'*allantoïde* est en rapport immédiat avec la face interne de la coquille.

Au début les deux veines ombilicales s'ouvrent directement dans le *sinus veineux* au point où viennent se déverser les *canaux de Cuvier*, mais plus tard la veine ombilicale droite s'atrophie, tandis que la *gauche* s'abouche avec le réseau vasculaire du foie.

Il en résulte que le sang qu'elle charrie est forcé de traverser le foie

avant d'arriver au cœur. Ce n'est que très graduellement que se développe une communication *directe* entre la *veine ombilicale gauche*, la seule qui subsiste maintenant, et le reste du tronc commun des veines vitellines, dans lequel se déversent les *veines efférentes*. Cette communication directe est le CANAL VEINEUX d'ARANTIUS ; il débouche dans le tronc des veines vitellines précisément au point à partir duquel a eu lieu depuis longtemps déjà le développement de la *veine cave inférieure*. Quand ces phénomènes évolutifs sont terminés, la veine cave inférieure se trouve être le vaisseau principal dans lequel se déversent les *veines sus-hépatiques gauche* et *droite* formées par le système des veines efférentes, tandis que le canal veineux d'Arantius dégénère quand la circulation allantoïdienne (ou placentaire) cesse, et se transforme en un cordon fibreux.

Relations entre la mère et le fœtus dans l'ensemble de la série des Vertébrés.

C'est à la suite des organes de la circulation qu'il convient d'exposer les rapports intimes qui s'établissent entre la mère et l'embryon. Dans ce qui va suivre nous ne limiterons pas cette étude intéressante aux seuls Mammifères placentaires, mais nous l'étendrons à l'ensemble des Vertébrés.

I

Anamniens.

Sélaciens.

Chez certains Squales vivipares (*Mustelus laevis* et *Carcharias*) des plis saillants de la vésicule ombilicale pénètrent dans des dépressions correspondantes de la muqueuse de l'oviducte (utérus). Chez les uns comme chez les autres la vésicule ombilicale est très vasculaire; les nombreux vaisseaux forment des lacis étroits qui s'enfoncent dans la muqueuse utérine, de telle sorte qu'il paraît y avoir ici des *cotylédons* semblables à ceux des *Mammifères*. Il est manifeste que nous voyons ici, si je puis m'exprimer ainsi, une première tentative timide du jeune animal pour devenir l'hôte de sa mère.

Téléostéens.

Chez le *Zoarces viviparus* l'ovaire présente dans son intérieur, pendant la grossesse, des villosités excessivement vasculaires produites par les follicules qui se sont rompus (*corps jaunes*). Elles sécrètent et déversent dans la cavité de l ovaire un liquide séreux, trouble, renfer-

mant un grand nombre de *globules sanguins* et de *cellules lymphatiques*, qui baigne les embryons rassemblés en grosses masses. Ces derniers effectuent des *mouvements de déglutition* et le liquide pénètre de la sorte dans l'intestin dont la portion terminale, très vasculaire, digère les globules sanguins, qui ont probablement servi préalablement à la respiration grâce à l'oxygène dont ils sont chargés. Le sérum est absorbé par l'intestin moyen (Stuhlmann). On ne sait encore rien de certain sur les excrétions (produit de métamorphose régressive) des embryons de ces Poissons.

L'œuf des *Cyprinodontes* et des *Embiotocides* se développe dans l'intérieur du follicule qui est très vasculaire; les éléments nutritifs nécessaires à son développement lui sont fournis par le sang par *simple endosmose* (1). Dans un genre voisin du genre *Zoarces*, chez les *Clinus*, il est très probable que la nutrition des embryons a lieu de la même façon dans les follicules, et il est certain que le nombre des espèces vivipares dans le groupe des *Blenniides* doit être considérable.

Enfin nous mentionnerons encore l'*Anableps*, également vivipare, dont la vésicule ombilicale très vasculaire présente des villosités, qui servent à absorber le liquide nutritif sécrété par les parois dilatées des loges de l'ovaire.

Amphibiens.

Chez la *Salamandra atra* et la *Salamandra maculosa*, ainsi que chez les *Gymnophiones*, les grosses branchies sont intimement appliquées contre la paroi de l'oviducte et probablement non seulement elles président à la respiration, mais encore elles établissent des relations nutritives entre la mère et l'embryon, sans quoi la grosseur considérable des jeunes serait inexplicable.

Il faut aussi en rapprocher les *Nototrema* (*Notodelphys*), dont les grands sacs branchiaux, en forme de cloche, entourent comme un manteau les embryons contenus dans la poche dorsale de la femelle et sont en même temps en contact direct avec la peau de la mère (voy. les Organes respiratoires).

Le *Pipa dorsigera* et le *Rhinoderma Darwini* présentent probablement des dispositions semblables.

Enfin il faut encore mentionner les rapports de nutrition que le *corps adipeux* (voy. les organes génitaux) affecte chez les *Amphibiens* et probablement chez les *Dipnoïques* et chez de *nombreux Reptiles* avec la glande sexuelle. Ici aussi les *leucocytes* jouent un grand rôle, qui rappelle celui qu'ils remplissent d'après Miescher chez le *Saumon*, et d'après W. N. Parker chez le *Protopterus*.

On rencontre ainsi chez les *Poissons* et les *Amphibiens*, dont les œufs ne présentent, sauf la vésicule ombilicale, aucune annexe embryonnaire, c'est-à-dire ni *enveloppe séreuse* (*chorion*) ni *amnios*, les dispositions les plus diverses destinées à les remplacer, sans que cependant il y ait aucune homologie. Tantôt c'est par la muqueuse très vasculaire de l'oviducte, ou par la face interne de la paroi ovarienne, tantôt par des

(1) Le fait rapporté par Day que les mâles d'une grosse espèce de Siluride appartenant au genre *Arius* portent les œufs dans la cavité buccale, mérite confirmation.

espaces lymphatiques sous-cutanés que s'établissent entre la mère et l'embryon les relations destinées à assurer la nutrition de celui-ci. Mais nulle part, dans toute la série des *Anamniens*, il n'existe des rapports aussi intimes entre le système vasculaire maternel et le système vasculaire du fœtus que chez les *Amniotes*. Chez ceux-ci nous voyons, surtout dans les formes supérieures, l'*allantoïde* prendre une importance de plus en plus considérable. Son réseau vasculaire non seulement sert ici à la respiration, mais forme les canaux sanguins de ces organes, auxquels on donne les noms de *cotylédons* et de *placenta*

II

Amniotes.

Reptiles et Oiseaux.

Chez les *Sauriens* (*Trachydosaurus* et *Cyclodus*), il existe des relations nutrives entre la muqueuse de l'oviducte et l'enveloppe séreuse qui enveloppe étroitement le sac ombilical. Chez les *Oiseaux* on ne sait rien de certain à cet égard.

L'*allantoïde des Sauropsidés* présente des appendices villeux; mais, comme ceux-ci ne servent qu'à la résorption de l'albumine, à proprement parler ils ne rentrent pas dans la même catégorie.

Il est hors de doute que de nouvelles recherches sur les *Sauropsidés* et surtout sur les *Reptiles* nous feront encore connaître bien des faits intéressants.

Mammifères.

Le fait qu'il se développe encore chez les Mammifères un sac vitellin, quelque petit qu'il soit d'ailleurs, ainsi qu'une *circulation vitelline*, prouve que ces animaux dérivent d'ancêtres qui ont dû jadis posséder, comme les *Sauropsidés*, de *gros œufs riches en vitellus* et être ovipares comme les *Monotrèmes* actuels (1). Ce n'est que très graduellement, après que leur vitellus eût disparu, que les œufs des Mammifères, par suite de leur long séjour dans l'utérus, trouvèrent dans l'organisme maternel une source nutritive bien plus abondante, inépuisable, de sorte que les matériaux vitellins devinrent superflus. Il s'établit des rapports de plus en plus intimes entre les vaisseaux de la mère et du fœtus; mais ce processus exigea un temps excessivement long pour s'accomplir, comme le prouve le fait qu'il existe de nos jours deux ordres inférieurs de Mammifères chez lesquels ces rapports ne se sont pas encore développés; ce sont les *Monotrèmes* et les *Marsupiaux*, auxquels on donne la désignation commune de Mammifères implacentaires (*Mammalia aplacentalia*, plus exactement *M. achoria*), par opposition aux autres Mammifères

(1) Le fait que les *Monotrèmes* et les *Marsupiaux* produisent encore aujourd'hui de gros œufs riches en vitellus vient encore à l'appui de cette manière de voir.

appelés Mammifères placentaires (*Mammalia choriata* ou *placentalia*). Nous aurons donc d'abord à nous demander en quoi consistent les relations physiologiques entre la mère et le fœtus dans le premier de ces groupes.

L'œuf des Monotrèmes, qui est réellement monstrueux comparé à celui des autres Mammifères, est alimenté par la paroi utérine à travers la membrane coquillière. Il atteint rapidement de la sorte un diamètre longitudinal de 15 millimètres et un diamètre transversal de 13 millimètres; il est pondu et introduit dans une *poche incubatrice*, où le jeune éclôt (voy. le chapitre sur les téguments).

Chez les Didelphys et le Phascolarctos cinereus il existe, à une époque où l'allantoïde est encore très petite, des villosités renfermant des prolongements des *vaisseaux vitellins* au point où l'enveloppe séreuse (1) est soudée avec le sac vitellin (2).

Nous voyons ainsi subsister jusque chez les Mammifères des rapports physiologiques entre les vaisseaux vitellins et la muqueuse de l'utérus.

Il est très remarquable que les œufs de *tous les Mammifères* dans les premières périodes de leur développement, c'est-à-dire avant l'apparition de la vésicule vitelline ou ombilicale, sont nourris par la *lymphe de l'utérus*, ou autrement dit par des *globules blancs* qui traversent en masse la muqueuse utérine. Plus tard la *vésicule ombilicale* avec ses nombreux vaisseaux entre en fonction, et après, que son rôle est terminé, les vaisseaux allantoïdiens pénétrent dans l'enveloppe séreuse, garnie de villosités à l'extérieur, et de là dans la paroi de l'utérus où ils sont baignés par le sang maternel.

C'est là la dernière étape dans le développement progressif des relations physiologiques entre la mère et le fœtus.

Le premier mode par lequel se trouve réalisée cette disposition est le placenta diffus, qui existe chez les *Cochons*, les *Tylopodes*, les *Tapirs*, les *Solipèdes* et les *Cétacés*, les *Hippopotames*, les *Tragulides*, les *Sirènes* et quelques *Edentés frugivores*.

Chez tous ces animaux des *villosités choriales vasculaires*, de *forme* relativement *simple*, *sont réparties régulièrement sur l'enveloppe séreuse*, de sorte que l'ensemble ne mérite pas à proprement parler le nom de *placenta*.

Dans un second mode supérieur, les villosités choriales sont plus ramifiées, leur surface est plus étendue, et elles sont disposées par groupes ou cotylédons, c'est-à-dire qu'elles constituent un nombre plus ou moins considérable de petits *placentas* isolés (3). La *muqueuse utérine*

(1) Le reste de l'enveloppe séreuse est lisse et présente par conséquent encore un caractère très primitif.

(2) Chez d'autres Marsupiaux il n'existe pas de villosités. Dans ce cas le sac vitellin s'applique directement avec ses vaisseaux contre la muqueuse utérine, qui subit à ce niveau une dégénérescence graisseuse.

(3) Leur nombre est très variable; chez la *Brebis* et la *Vache*, il est de 60 à 100; chez le *Chevreuil*, seulement de 5 à 6.

est vasculaire et hypertrophiée aux points correspondant aux cotylédons, de sorte que l'on peut distinguer dès maintenant un PLACENTA FŒTAL et un PLACENTA UTÉRIN.

La *plupart des Ruminants* possèdent un *placenta cotylédonaire* et quelques-uns d'entre eux, comme le *Cervus mexicanus* et la *Girafe*, présentent un intérêt particulier parce qu'ils forment des types intermédiaires, c'est-à-dire que leur placenta est en partie encore *diffus*, en partie déjà *cotylédonaire*.

Chez tous les Mammifères à *placenta diffus* ou *cotylédonaire* les villosités choriales, quelque ramifiées quelles soient, se séparent de la muqueuse utérine au moment de la naissance; aucune partie de l'utérus ne se détache avec elles, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de *membrane caduque* (*membrana decidua*). Pour cette raison on désigne ces Mammifères sous le nom de MAMMIFÈRES ADÉCIDUATES (*Mammalia non deciduata*).

La forme supérieure de placenta est celle qui est désignée sous le nom de PLACENTA DISCOÏDE et de PLACENTA ZONAIRE. Ici aussi on peut distinguer un *placenta fœtal* et un *placenta utérin*, mais leur union est beaucoup plus intime que dans toutes les autres formes. Dans ces deux cas, la portion placentaire du chorion ne correspond plus qu'à une petite partie de la paroi utérine; elle est représentée par la zone où se développe le *chorion rameux*. Les villosités de ce dernier affectent par leurs ramifications excessives des relations si intimes avec l'utérus et s'enfoncent dans sa muqueuse de telle sorte, qu'elles ne peuvent plus se séparer de cette dernière, et au moment de la naissance une portion plus ou moins considérable de la muqueuse utérine, c'est-à-dire la *membrane caduque*, se détache. C'est pour cette raison que l'on donne aux Mammifères qui possèdent un placenta de cette nature le nom de MAMMIFÈRES DÉCIDUATES (*Mammalia deciduata*). Le *placenta discoïde* se rencontre chez les *Insectivores*, les *Rongeurs*, les *Chiroptères*, les *Lémuriens* et les *Primates* (MAMMALIA DISCOPLACENTALIA); le *placenta zonaire*, qui laisse plus ou moins libres les deux pôles de l'œuf, se rencontre chez les *Carnivores*, les *Pinnipèdes* et les *Éléphants* (MAMMALIA ZONOPLACENTALIA).

De tout ceci il résulte que les caractères tirés de la placentation ne doivent être employés qu'avec beaucoup de circonspection dans la classification, car leur emploi exclusif (par exemple pour le *placenta diffus*) conduirait à grouper ensemble les types les plus hétérogènes.

Quant à la structure histologique du placenta il ne peut être question de l'exposer ici; je me contenterai d'ajouter encore que *les villosités ne sont pas simplement plongées dans le sang maternel, mais que par leur accroissement elles repoussent devant elles les parois des capillaires utérins, qui se sont énormément élargis, et s'en coiffent pour ainsi dire. Elles sont de la sorte recouvertes par une couche endothéliale qui leur est fournie par l'utérus.*

Réseaux admirables.

On donne le nom de réseau admirable au réseau vasculaire qui résulte de la brusque division d'un vaisseau artériel ou veineux en de nombreuses petites branches qui s'anastomosent entre elles et se résolvent en un réseau de capillaires ou se réunissent de nouveau en un tronc vasculaire. Dans le premier cas le réseau admirable est *unipolaire*, dans le second il est *bipolaire*. Si le réseau n'est formé que par des artères ou par des veines, le réseau est dit simple (*rete mirabile simplex*); s'il est formé à la fois par les deux, il est dit double (*rete mirabile duplex*).

Les réseaux admirables ont toujours pour conséquence le ralentissement de la circulation du sang et par conséquent une modification dans les phénomènes de diffusion. Ils sont très répandus chez tous les Vertébrés; on les rencontre dans les points les plus divers du corps, par exemple dans les reins, où le rôle physiologique que nous venons de leur attribuer se manifeste de la manière la plus claire, dans les branches ophtalmiques de la carotide interne, dans la pseudo-branchie et dans les vaisseaux de la vessie natatoire des Poissons, dans les artères intercostales des Cétacés, dans la veine porte, etc.

Système lymphatique.

Chez les *Anamniens*, c'est-à-dire chez les *Poissons* (1) et les *Amphibiens*, ainsi que chez les *Reptiles*, les voies de conduction de la lymphe ne sont pas encore dans beaucoup de cas (principalement chez les Poissons) nettement différenciées; le plus souvent elles suivent les gros troncs sanguins, le bulbe artériel et le ventricule, c'est-à-dire que dans ce dernier cas elles forment des gaînes périvasculaires situées dans la tunique adventicielle. Il existe en outre déjà de véritables vaisseaux lymphatiques qui prennent naissance dans un réseau de capillaires sous la peau et se répandent de là dans les *ligaments intermusculaires*.

Quant aux CŒURS LYMPHATIQUES des *Poissons*, ils exigent encore de nouvelles recherches. Ceux des *Amphibiens* et des *Sauropsidés* ont été bien étudiés. Chez ces animaux ils sont situés, soit seulement à l'extrémité postérieure du corps, entre le bassin et le coccyx, soit aussi encore, par exemple chez les *Grenouilles*, entre les apophyses transverses de la troi-

(1) Le système lymphatique des Poissons exige de nouvelles recherches, comme le montre surabondamment l'excellent travail de Paul Mayer. Suivant cet auteur, d'accord avec Robin et T. J. Parker, des *trajets lymphatiques constants* font absolument défaut dans la peau des Sélaciens. On y trouve toujours une veine, une artère ou un capillaire, qui suivant les circonstances renferment du sang pur (globules rouges et blancs avec peu de chyle), du chyle ou un mélange des deux. Il est intéressant de noter que les fibres musculaires forment des épaississements analogues à des sphincters, qui peuvent arrêter momentanément la circulation générale. Les vaisseaux des *viscères*, en particulier ceux du tube intestinal, se comportent de même; à certains moments ils sont gorgés de chyle, tandis qu'à certaines autres périodes de la digestion il ne renferment que du sang. Jusqu'ici on n'a pas encore démontré avec certitude la présence de *vaisseaux chylifères distincts*. Il en est probablement de même aussi chez les *Dipnoïques*.

sième et de la quatrième vertèbre. Chez les *Urodèles* on trouve de nombreux cœurs lymphatiques le long de la *ligne latérale* sous la peau. Chez les *Reptiles*, les cœurs lymphatiques postérieurs existent seuls. Ils sont placés sur des apophyses transverses ou sur des côtes, à la limite de la région du tronc et de la région caudale. Leur paroi renferme des muscles et se contracte rythmiquement. Chez les *Mammifères* on ne trouve rien de semblable.

Des *espaces lymphatiques* très vastes se rencontrent dans la peau des *Amphibiens anoures*, de sorte que celle-ci est très lâche et semble ne pas adhérer au corps. Ces sacs lymphatiques sous-cutanés communiquent avec les sacs lymphatiques de la cavité péritonéale.

Parmi ces derniers le *sac lymphatique sous-vertébral* joue un grand rôle chez les *Poissons*, les *Dipnoïques* et les *Amphibiens*. Il entoure l'aorte ou les organes génito-urinaires (*Dipnoïques*) et communique avec le sac lymphatique situé dans le mésentère (mésentérique), dans lequel se déversent les vaisseaux lymphatiques de l'intestin. Chez les *Poissons* et les *Dipnoïques* il existe en outre dans l'intérieur du canal rachidien un grand tronc lymphatique longitudinal.

Plus on s'élève dans la série des Vertébrés, et plus sont fréquents les trajets lymphatiques à *parois propres;* et c'est ainsi qu'il existe, à partir des *Oiseaux*, un gros tronc longitudinal situé en avant de la colonne vertébrale, le CANAL THORACIQUE. Chez les Mammifères, il commence dans la région lombaire par une dilatation sinueuse (*citerne de Pecquet*, *cisterna chyli*). Il reçoit la lymphe des membres postérieurs, du bassin, du système génito-urinaire; les vaisseaux chylifères de l'intestin s'y déversent également. En avant il vient déboucher dans le *tronc veineux brachio-céphalique* gauche; chez les *Sauropsidés*, dans les deux troncs brachio-céphaliques. C'est dans cette même veine que s'écoule la lymphe de la tête, du cou et des membres antérieurs.

Les vaisseaux lymphatiques des *Oiseaux* et des *Mammifères* sont, comme les veines, pourvus de *valvules*, qui, par leur disposition, dirigent le courant de la lymphe dans un sens déterminé et l'empêchent de refluer en sens inverse.

La lymphe est composée comme le sang de deux parties, d'un LIQUIDE (PLASMA) et d'ÉLÉMENTS CELLULAIRES (CELLULES LYMPHATIQUES, LEUCOCYTES). Nous avons déjà eu occasion de parler de ces derniers dans le chapitre relatif à l'appareil digestif et nous avons indiqué le rôle physiologique important qu'ils remplissent. De même qu'ils émigrent des FOLLICULES CLOS et des PLAQUES DE PEYER et pénètrent dans l'intestin à travers la muqueuse, de même ils peuvent traverser toutes les muqueuses, ainsi que les AMYGDALES. Les amygdales ou tonsilles ne paraissent exister que chez les *Mammifères;* elles sont situées de chaque côté de l'isthme du gosier, c'est-à-dire sur la limite de la cavité buccale et du pharynx, ainsi que dans ce dernier même (*tonsille pharyngienne*). Elles sont composées d'une substance fondamentale conjonctive (adénoïde) infiltrée de cellules lym-

phatiques, disposées en *follicules*. Cependant les organes lymphoïdes ne font d'ailleurs pas complètement défaut dans la cavité buccale des *Amphibiens* et des *Sauropsidés*. Leur présence y a été démontrée par plusieurs auteurs, par exemple par Holl et Killian.

Le tissu lymphoïde est très abondant dans la cavité viscérale des *Poissons* et des *Amphibiens*. On le trouve ici, non seulement dans le tube digestif, mais encore accumulé en masse tout autour des glandes génitales (*Dipnoïques*). C'est également au tissu lymphoïde qu'il faut rapporter le *corps adipeux* des *Amphibiens* et des *Reptiles*, et peut-être aussi la *glande hibernale* de certains Rongeurs. Enfin il faut mentionner aussi la masse du tissu lymphoïde dans le *cœur des Esturgeons*.

La réunion intime de ces follicules forme les GLANDES OU GANGLIONS LYMPHATIQUES, toujours intercalés sur le trajet d'un vaisseau lymphatique, de sorte qu'on y distingue un *vaisseau afférent* et un *vaisseau efférent*. Ils apparaissent probablement pour la première fois chez les *Oiseaux*, mais ils sont surtout répandus chez les *Mammifères* où on les trouve dans les régions les plus diverses du corps.

La RATE a les rapports les plus étroits avec les glandes lymphatiques ; elle existe chez presque tous les Vertébrés. Elle est fréquemment située dans le voisinage de l'estomac; mais on la trouve aussi parfois dans d'autres endroits du tube intestinal, par exemple au commencement de l'intestin terminal (*Anoures*, *Chéloniens*).

Ces deux sortes d'appareils, les glandes lymphatiques et la rate ont pour rôle de produire des cellules lymphatiques, mais jusqu'à présent on n'a que des notions très incomplètes sur ce processus physiologique. Quant à leur structure histologique, je renverrai aux Traités d'histologie.

Bibliographie.

E. V. Boas. *Nombreux mémoires sur le système vasculaire des Poissons, des Dipnoïques et des Amphibiens* dans : Morphol. Jahrb. T. VI. 1880. T. VII. 1881. T. VIII. 1882.

Id. *Ueber die Arterienbogen der Wirbelthiere*. Morph. Jahrb. T. XIII. 1887.

G. B. Howes. *Note on the azygos veins in the Anurous Amphibia*. Proceed. Zool. Soc. London, 1888.

F. Hochstetter. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische*. Morph. Jahrb. T. XIII. 1888. (Renferme en même temps une bibliographie étendue.)

J. Y. Mackay. *The development of the branchial arterial arches in Birds, etc.* Philos. Transact. Roy. Soc. London. T. 179. 1888.

Mascagni. *Prodrome d'un ouvrage sur le système des vaisseaux lymphatiques*. Sienne, 1784.

Id. *Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et iconographia*. Senis, 1787.

F. Maurer. *Die Kiemen und ihre Gefässe bei Anuren und Urodelen Amphibien etc.* Morphol. Jahrb. T. XIV.

P. Mayer. *Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern*. Mitth. aus d. zool. Station zu Neapel. T. VII. 1887.

Id. *Ueber Eigenthümlichkeiten in den Kreislaufsorganen der Selachier*. Ibid. T. VIII. 1888.

J. Müller. *Ueber die Lymphherzen der Amphibien*. Arch. f. Anat. und Physiol. 1854.

W. Müller. *Ueber den feineren Bau der Milz.* Leipzig, 1865.
T. J. Parker. *On the blood-vessels of Mustelus antarcticus, etc.* Philos. Transact. of the Roy. Society. T. 177. 1886.
H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Arterien, welche bei den Säugethieren von den Bogen der Aorta ausgehen.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1843.
J. Rückert. *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachierembryonen.* Biol. Centralbl. T. VIII. 1888.
Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre.* 1854.
Ph. C. Sappey. *Études sur l'appareil mucipare et sur le système lymphatique des Poissons.* Paris, 1880.
Ph. Stöhr. *Conus arteriosus der Selachier und Ganoiden.* Morphol. Jahrb. T. II. 1876.
W. Weliky. *Ueber vielzählige Lymphherzen bei Salamandra maculata und Siredon pisciformis.* Zool. Anz. T. VII. N° 183. 1884.
Voyez aussi les *Traités d'anatomie humaine.*

CHAPITRE NEUVIÈME

ORGANES GÉNITAUX ET URINAIRES

La première ébauche des *organes génito-urinaires* apparaît chez tous les Vertébrés dans la région de la paroi dorsale du corps, de chaque côté de la colonne vertébrale. Ces deux appareils, *appareil urinaire* et *appareil génital*, non seulement ont une même origine, mais encore présentent des *rapports morphologiques* et *physiologiques* si étroits, que l'on est conduit à les réunir dans une seule et même étude.

Le premier organe qui se développe est le REIN PRÉCURSEUR (PRONÉPHROS) suivi par le CANAL DU REIN PRÉCURSEUR. *Le rein précurseur est formé par un diverticule de l'épithélium du cœlome* et communique avec la cavité viscérale par un nombre variable d'orifices en forme d'entonnoir, ordinairement revêtus d'un épithélium vibratile chez les *Anamniens*.

De la sorte se trouve formée une glande rénale primitive avec laquelle l'*aorte* entre en rapport (formation des glomérules). Quant à son canal excréteur ou *canal du rein précurseur*, son premier développement est encore actuellement controversé, cependant la plupart des auteurs lui attribuent une origine *ectodermique*.

D'après les recherches de J. W. van Wijhe sur les embryons de Sélaciens, le rein précurseur, bientôt après son apparition, se fusionne avec l'ectoderme et par suite d'une prolifération de l'épithélium épiblastique le canal se développe à partir de ce point, d'avant en arrière, de telle sorte que son extrémité initiale, reste toujours unie à la peau (indice d'un canal excréteur s'ouvrant à l'extérieur, c'est-à-dire à travers les téguments, chez les ancêtres des Vertébrés actuels).

Le canal du rein précurseur atteint de bonne heure le cloaque, où il débouche, et de la sorte *se trouve établie une communication entre le cœlome et le monde extérieur*.

Tandis que le *rein précurseur* ne fonctionne que transitoirement comme *glande rénale* chez tous les Crâniotes, son *canal* persiste chez tous les Vertébrés, mais subit des transformations très importantes, intimement liées à l'apparition d'un *second* système excréteur incomparablement plus volumineux, désigné sous le nom de REIN PRIMITIF (MÉSONÉPHROS) et destiné à remplacer le rein précurseur qui disparaît graduellement. Le *canal du rein précurseur devient le* CANAL DU REIN PRIMITIF.

Les *reins primitifs* présentent un développement tout à fait indépen-

dant. Leur *ébauche* est au début, comme par exemple chez les *Sélaciens*, strictement *segmentaire*, ce qui tient à ce que les *canalicules des reins primitifs* correspondent aux canalicules primitifs qui font communiquer chaque somite avec la cavité viscérale (fig. 278). Lorsque les

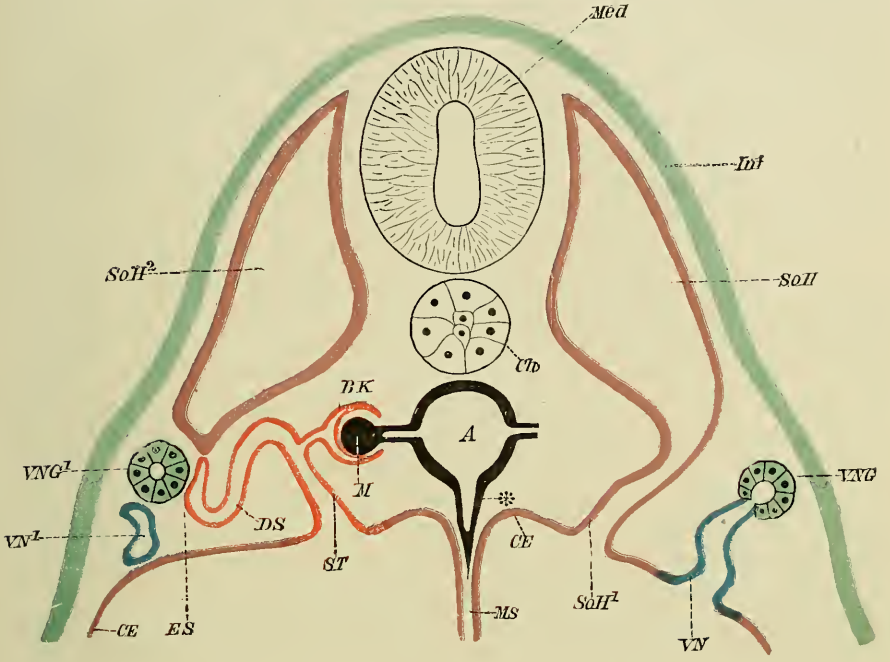


Fig. 278. — Coupe transversale schématique du corps d'un *Vertébré*, basée sur la disposition anatomique des Sélaciens. La moitié droite de la figure représente les rapports embryonnaires primitifs (stade du système du rein précurseur). A gauche, le rein primitif s'est déjà différencié aux dépens du canal des somites et le rein précurseur a presque complètement disparu.

Med, moelle épinière; *Ch*, corde dorsale; *A*, aorte qui envoie latéralement une branche pour former le corpuscule de Malpighi (*M*) situé dans la capsule de Bowman (*BK*), et en bas les artères mésentériques dans le mésentère (*MS*); *CE*, épithélium du cœlome; *ST*, entonnoir segmentaire du rein primitif; *DS*, anse du rein primitif; *ES*, sa portion terminale qui est en train de s'aboucher avec le canal du rein précurseur (*VNG*¹); *VNG*, canal du rein précurseur primitif communiquant avec le rein précurseur (*VN*); *VN*¹, rein précurseur en voie d'atrophie; *SoH*, cavité des somites communiquant avec le cœlome par le canal *SoH*¹; *Int.*, téguments.

somites se séparent de celle-ci, ces canaux de communication sont transformés en culs-de-sac, qui continuent à s'ouvrir dans le cœlome et semblent en être un diverticule (Sedgwick, van Wijhe).

Les culs-de-sac ainsi formés des reins primitifs s'abouchent ensuite avec le canal du rein primitif.

Ces canalicules du rein primitif se rencontrent même dans les segments du corps où se trouve le rein précurseur. Il en résulte *que les orifices du rein précurseur ne peuvent pas être homologues aux entonnoirs péritonéaux du rein primitif; le développement de ces deux organes est différent: le rein précurseur est formé par un diverticule du cœlome, il n'en est pas ainsi pour le rein primitif. Le rein précurseur et le rein primitif ne peuvent donc pas être des différenciations d'un système excréteur*

primitif à canalicules disposés segmentairement et débouchant à l'extérieur (J. W. van Wijhe).

La description que nous venons de donner est basée sur les résultats de recherches entreprises sur des *embryons de Sélaciens*. Nous les avons pris comme point de départ, car, de même que pour d'autres systèmes d'organes, les Sélaciens nous présentent manifestement une *disposition primitive*. Et si l'on a démontré chez d'autres Anamniens et particulièrement chez des *Amniotes* un mode d'origine différent du rein primitif, cela tient à ce que la disposition primitive s'est peu à peu effacée.

Il est certain qu'il apparaît aussi transitoirement chez les *Amniotes* un *rein précurseur* qui se développe aux dépens de l'épithélium du cœlome, et que, tant qu'il existe, il communique avec la cavité viscérale par des orifices en forme d'entonnoir.

Quant au *rein primitif* des *Amniotes*, son ébauche n'est plus parfois aussi nettement segmentaire que chez les *Anamniens*.

Chaque canalicule du *rein primitif* est composé, dans sa forme primitive, de quatre parties : 1° un orifice de communication avec la cavité viscérale, infundibuliforme, tapissé d'un épithélium vibratile (ENTONNOIR SEGMENTAIRE, NÉPHROSTOME, fig. 278, *S T*); 2° un peloton de vaisseaux artériels (*glomérule*) contenu dans la *capsule de Bowman*, c'est-à-dire dans la paroi invaginée du canalicule (CAPSULE et GLOMÉRULE formant le *corpuscule de Malpighi*, *M*); 3° un TUBE GLANDULAIRE pelotonné (*D S*), et 4° un TUBE TERMINAL (*E S*) mettant ce dernier en communication avec le canal commun.

Par conséquent ce système rénal primitif remplit deux fonctions ; d'une part il sert à entraîner le liquide du cœlome, d'autre part il sert surtout à excréter les produits de la métamorphose régressive et, dans ce cas, l'épithélium possède une propriété élective spéciale.

Ce deuxième système rénal, le *rein primitif*, joue chez les *Anamniens* le rôle le plus important. Chez la plupart des Poissons il persiste et ne constitue que le système urinaire; *mais chez d'autres Poissons* (la plupart des *Sélaciens*), *chez tous les Amphibiens et tous les Amniotes, il affecte des rapports avec l'appareil génital*; *il forme le* RETE TESTIS (*réseau de Haller*), *les* VAISSEAUX EFFÉRENTS, *l'*ÉPIDIDYME, *et enfin certains organes plus ou moins rudimentaires d'importance secondaire, le* PAROVAIRE (*époophore* ou *corps de Rosenmüller*), *le* PAROOPHORE, *l'*HYDATIDE *et le* PARADIDYME. Le rein primitif peut en même temps continuer à fonctionner comme *système urinaire définitif* (*Sélaciens*, *Amphibiens*) ou cesser complètement de remplir ce rôle (*Amniotes*) ; dans ce cas, il se forme un *troisième* système rénal, le REIN DÉFINITIF (MÉTANÉPHROS), ainsi qu'un nouveau canal excréteur (URETÈRE). Rein et uretère se développent sur le *canal du rein primitif et dérivent par conséquent, bien qu'indirectement, de l'épithélium épiblastique*.

L'apparition du *rein définitif* marque la troisième phase dans le développement du système d'excrétion des Vertébrés. Il est difficile de comprendre quelle est la cause qui a provoqué sa formation, d'autant plus que chez certains *Amniotes* (par exemple les *Lacerta*) le rein primitif continue à fonctionner jusque dans le cours de la deuxième année à côté du rein définitif. Chez de nombreux autres *Sauriens* (*Uromastix*, *Chamaeleo*)

on trouve aussi pendant toute la vie des restes plus ou moins considérables des reins primitifs, ainsi que du canal des reins primitifs, qui fonctionnent encore manifestement (Schoof).

Ces faits établissent dans une certaine mesure une transition aux *Anamniens;* il doit avoir existé jadis des Amniotes *dont les reins primitifs représentaient aussi pendant toute la vie l'appareil rénal principal, tandis que les reins définitifs étaient encore très incomplets.* Plus tard ils ne suffirent plus à excréter l'urine; le nouveau rein commença à jouer le rôle principal et le rein primitif devint superflu (Mihalcovics).

Nous avons dit plus haut que le rein primitif à partir des *Amphibiens* et des *Reptiles* contracte des rapports avec l'appareil génital, et nous avons fait remarquer en même temps que chez les *Amphibiens* une certaine portion du rein primitif persiste comme *glande urinaire.*

Cette division du travail physiologique — car c'est évidemment un phénomène de ce genre qui se manifeste ici — s'étend également au *canal des reins primitifs;* chez les *Amphibiens mâles*, en effet, celui-ci fonctionne non seulement comme canal excréteur de l'*urine*, mais aussi du *sperme;* il devient le canal excréteur commun de l'urine et du sperme ou CANAL DE LEYDIG. Sous cette forme il ne correspond plus au *canal tout entier du rein primitif* (dont il a été question jusqu'ici), *mais à une portion seulement de ce dernier.* En d'autres termes la double fonction que le canal du rein primitif remplit chez les *Amphibiens* (et aussi chez les *Sélaciens*, voyez la note) a entraîné sa division en *deux* conduits parallèles (1) : l'un est le *canal excréteur commun de l'urine et du sperme* (*canal de Leydig* ou *canal secondaire du rein primitif*), l'autre le CANAL DE MÜLLER. En général rudimentaire chez le mâle, chez la femelle,

(1) Chez les *Sélaciens* le canal primaire du rein primitif se divise réellement en deux conduits par suite de l'apparition d'un repli qui le traverse d'avant en arrière. Cela n'a lieu d'ailleurs que chez les femelles; chez les mâles, cette division n'est qu'ébauchée, sauf chez les *Chimères* où elle est également complète. Chez les *Amphibiens* le second canal est formé par un cordon cellulaire plein, qui se détache graduellement du canal primaire et se creuse secondairement d'avant en arrière. L'orifice abdominal ou pavillon de l'oviducte ne se forme que secondairement.

D'après les recherches de Balfour et de Semper chez les *Sélaciens, l'orifice du canal de Müller* correspond à l'orifice primitif du *canal du rein précurseur.* En d'autres termes la partie antérieure de ce canal tout entière devient l'extrémité antérieure du canal de Müller et ce n'est qu'en arrière d'elle qu'a lieu la division du canal primaire. Chez le mâle cette division commence plus en avant.

Le mode de formation du canal de Müller montre que primitivement il a dû avoir aussi des rapports *avec le cœlome et non pas seulement avec la glande génitale.*

Suivant Kollmann le canal de Müller des *Amphibiens* se développe tout à fait comme celui des *Amniotes* indépendamment du canal primaire du rein primitif, c'est-à-dire par évagination de l'épithélium du cœlome. D'après Fürbringer ce n'est qu'exceptionnellement le cas chez la *Salamandre.* Peut-être doit-on voir là des degrés de transition entre les différents modes de développement du canal de Müller chez les Anamniens et chez les Amniotes En tout cas le sujet exige de nouvelles recherches. Chez les *Anoures* le canal de Müller se développe lorsque la larve a perdu les restes de la queue; il provient en partie de la division du canal du rein précurseur, en partie de l'épithélium péritonéal. Ce dernier mode de formation est le plus important et se trouve être ainsi le précurseur de celui que l'on observe chez les *Amniotes*, où le *canal de Müller se développe tout à fait indépendamment* du canal du rein primitif. Le pavillon de la trompe ne se forme que secondairement.

ce dernier canal est un conduit exclusivement génital et se divise en une partie proximale plus rapprochée de la tête, une partie moyenne et une partie distale ou caudale. La première devient l'OVIDUCTE (TROMPE), la seconde l'UTÉRUS, la troisième le VAGIN.

Par suite de cette disposition, chez les *Amphibiens* et les *Sélaciens* femelles le *canal secondaire du rein primitif* ne fonctionne que comme *canal excréteur du rein primitif*.

Quant aux AMNIOTES, le mode de développement du canal de Müller est encore controversé, c'est-à-dire qu'on ne peut encore dire d'une manière certaine si son accroissement, qui se fait d'avant en arrière, a lieu indépendamment du canal du rein primitif ou à ses dépens. Quoi qu'il en soit, le canal de Müller finit par arriver également jusqu'au cloaque, dans lequel il débouche.

A l'extrémité antérieure du *canal de Müller*, c'est-à-dire sur les bords du pavillon de l'oviducte, on observe chez tous les Amniotes supérieurs des déchiquetures, auxquelles on donne le nom de FRANGES. L'une d'entre elles, la *frange ovarique*, acquiert chez les *Mammifères* une grande importance. Elle représente, d'après Mihalcovics, la partie proximale d'une *crête péritonéale*, qui s'étend chez de très jeunes embryons humains depuis l'orifice du pavillon jusqu'à la région inguinale, en dedans du rein primitif. Sa partie moyenne devient la GLANDE GÉNITALE, tandis que dans le reste de son étendue elle constitue des plis péritonéaux dont le bord libre renferme du tissu conjonctif disposé en cordon. Le cordon proximal est précisément la *frange ovarique*, le cordon distal, le GUBERNACULUM DE HUNTER (1). Les rapports étroits que cette frange présente avec l'ovaire trouvent ainsi leur explication dans son mode de développement : *la frange ovarique est la partie proximale de la crête génitale, dans laquelle les cellules sexuelles spécifiques ne se développent pas.*

Chez les *Sauropsidés*, les canaux de Müller restent pendant toute la vie séparés, comme chez les *Anamniens;* il en est de même chez les Mammifères inférieurs, les *Didelphes*. Chez tous les autres Mammifères ils se soudent dans une étendue plus ou moins grande pendant la période embryonnaire; cette soudure commence probablement chez tous les *Monodelphes* dans le tiers supérieur du *cordon génital*, avant qu'ils se soient abouchés avec le sinus uro-génital. Chez tous les Mammifères femelles le canal de Müller se différencie en *trompe*, *utérus* et *vagin*.

Comme chez les *Anamniens*, chez les *Amniotes* aussi les canaux de Müller ne jouent, chez le *mâle*, qu'un rôle tout à fait secondaire. Leur portion proximale devient le petit appendice du testicule connu sous le nom d'HYDATIDE NON PÉDICULÉE DE MORGAGNI ; leurs extrémités distales se confondent et forment une petite vésicule, l'UTRICULE PROSTATIQUE ou UTERUS MASCULINUS, qui s'ouvre plus tard dans le sinus uro-génital seulement chez les *Mammifères*, car chez les *Sauropsidés* mâles jamais les canaux de Müller ne viennent déboucher dans le cloaque.

Quant au *canal du rein primitif*, ou, comme on l'appelle souvent, le *canal de Wolff*, chez le *mâle*, il n'a plus exclusivement que des rapports

(1) Chez beaucoup de Mammifères la glande génitale change de position, et sa direction de longitudinale qu'elle était devient transversale (*descente de l'ovaire*).

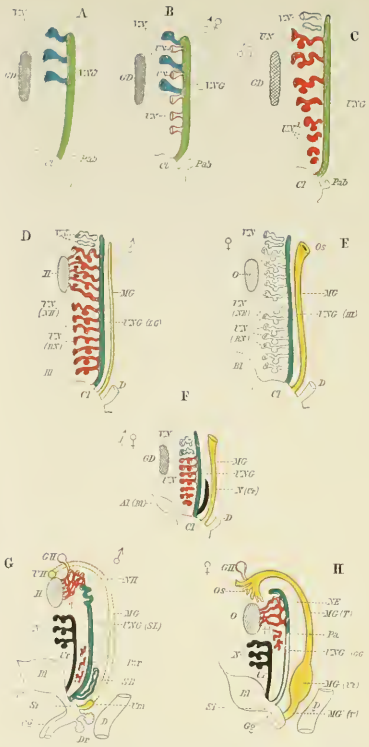


Fig. 2ᵉ. — Schéma de l'appareil génito-urinaire des Vertébrés.

A, rein précurseur; B, stade du rein précurseur avec développement graduel du rein primitif; C, rein primitif, le rein précurseur a presque disparu. D, appareil génito-urinaire des Amphibiens mâles; E, appareil génito-urinaire des Amphibiens femelles. F, Appareil génito-urinaire des Amniotes (stade d'indifférence sexuelle). G, Appareil génito-urinaire des Amniotes mâles. H, appareil génito-urinaire des Amniotes femelles.

VV, rein précurseur; *VNG*, canal du rein précurseur. *VN*, rein primitif. *VN'*, rein primitif en voie de développement. *NH* et *NE*, partie du rein primitif qui devient l'épididyme et le parovaire; *Par*, *Pa*, restes du rein primitif (paradidyme et paroophoron), ☆, réseau de Haller et vaisseaux efférents; ☆☆, retour sur le hile de l'ovaire qui leur est homologue; *GH*, hydatide pédiculée (☆☆ et *GH*, représentent également des restes du rein primitif); *RN*, partie du rein primitif qui devient chez les Amphibiens (et chez les Sélaciens) le rein pelvien; *VNG*, canal du rein primitif qui devient, chez les Amphibiens (et les Sélaciens) mâles le canal excréteur commun de l'urine et du sperme ou canal de Leydig (*Le*) et chez les femelles l'uretère (*Ur*). Chez les Amniotes mâles il devient le canal déférent (*VD*), chez les femelles le canal de Gartner (*GG*). *SH*, vésicule séminale qui se développe sur le canal du rein primitif, *W*, organe de Weber; *MG*, canal de Muller, qui chez les Mammifères se transforme en trompe (*T*), uterus (*Ut*) et vagin (*Vag*), pavillon de la trompe; *GH* et *Ga*, hydatide non pédiculée et utricule prostatique (restes du canal de Muller); *N*, rein définitif (métanéphros) des Amniotes qui se développe aux dépens du rein primitif, *Ur*, uretère, *Al*, allantoïde, d'où provient la vessie urinaire (*Bl*); *Sv*, sinus uro-génital; *Gp*, pénis ou clitoris; *Gl*, glandes génitales; *Cl*, cloaque; *D*, intestin terminal; *Pab*, pores abdominaux.

Le système du rein précurseur est bien, le système du rein primitif rouge, le système du rein définitif des Amniotes noir, le canal de Muller jaune, le canal du rein précurseur et du rein primitif vert clair, le canal secondaire du rein primitif vert foncé.

		ANAMNIENS	AMNIOTES
REIN PRIMITIF	PHASE EMBRYONNAIRE	Se développe chez tous les Anamniens sauf l'Amphioxus, mais ne persiste nulle part comme appareil urinaire permanent.	Se développe probablement chez tous les Amniotes, mais s'atrophie complètement pendant la période embryonnaire
CANAL DE REIN PRIMITIF	PHASE EMBRYONNAIRE	Persiste pendant toute la vie chez tous les Anamniens, mais entre secondairement en rapport avec le rein primitif, dont il devient le canal excréteur	Persiste pendant toute la vie chez tous les Amniotes, mais entre secondairement en rapport avec le rein primitif, dont il devient le canal excréteur.
REIN PRIMITIF	PHASE LARVAIRE	Fonctionne pendant toute la vie chez tous les Poissons sauf l'Amphioxus comme glande urinaire. Chez les Sélaciens et les Amphibiens sa partie antérieure ou proximale (portion génitale du rein primitif) entre en rapport avec l'appareil génital, sa partie postérieure (distale) persiste et constitue exclusivement le système urinaire	Perd chez tous les Amniotes, et dans la règle déjà pendant la période embryonnaire, sa fonction de glande urinaire, disparaît en grande partie, le reste entre en rapport avec l'appareil génital
	MALE	Sa partie proximale forme l'épididyme tout entier, mais il fonctionne en même temps encore comme rein primitif.	Sa partie proximale forme le réseau de Haller, les canaux efférents, la tête de l'épididyme et peut-être l'hydatide pédiculée de Morgagni; sa partie distale forme le paradidyme (organe de Giraldès).
	FEMELLE	Sa partie proximale correspond au parovaire, mais seulement au point de vue topographique; physiologiquement elle reste encore un véritable rein primitif.	Sa portion proximale forme la plus grande partie du parovaire (corps de Rosenmuller ou epoophoron), sa partie distale le paroophoron.
CANAL DE REIN PRIMITIF	MALE	Fonctionne chez la plupart des Poissons exclusivement comme canal excréteur du rein primitif. Chez les Sélaciens et les Amphibiens, après s'être transformé, par suite de la formation du canal de Muller, en canal secondaire du rein primitif (canal de Leydig), il sert de canal excréteur commun de l'urine et du sperme.	Sa portion proximale forme le corps et la queue de l'épididyme, sa portion distale le canal déférent.
	FEMELLE	Fonctionne exclusivement comme canal excréteur du rein primitif, c'est-à-dire comme uretère.	Dans la règle disparaît presque complètement. Sa partie proximale forme une sorte de canal rudimentaire du corps de Rosenmuller. Dans certains il persiste en totalité et constitue alors le canal de Gartner.
CANAL DE MULLER	MALE	S'atrophie dans la période post-embryonnaire; mais est cependant toujours reconnaissable dans toute son étendue.	Sa partie proximale forme l'hydatide non pédiculée de Morgagni, sa portion distale l'utricule prostatique. Exceptionnellement il persiste dans toute son étendue et constitue le canal de Rathke.
	FEMELLE	Forme le conduit genital femelle	Forme le conduit genital femelle (trompe, uterus et vagin
REIN DÉFINITIF	MALE ET FEMELLE	Manque	Se développe sur l'extrémité distale du canal du rein primitif.
GUBERNACULUM DE HUNTER	MALE	Manque	Gubernaculum de Hunter.
	FEMELLE	Manque.	Ligament de l'ovaire qui se continue à travers la substance de l'utérus avec le ligament rond.
GLANDE GENITALE	MALE	Testicule	Testicule
	FEMELLE	Ovaire.	Ovaire.

DIFFÉRENCES SEXUELLES

avec l'*appareil génital*. De même que le *canal de Müller* chez la femelle, de même aussi le *canal de Wolff* chez le mâle sert de conduit excréteur des produits sexuels ; sa partie distale devient le CANAL DÉFÉRENT, sa partie proximale plus petite devient le corps et la queue de l'ÉPIDIDYME.

Le canal de Wolff s'atrophie en général chez la *femelle* dans la plus grande partie de son étendue ; cependant il peut parfois persister (quelques Mammifères) et constitue alors le CANAL DE GARTNER. Dans ce dernier cas on le trouve dans la paroi latérale de l'utérus et du vagin et son orifice est situé au niveau de l'*hymen*, homologue du *verumontanum*.

L'extrémité proximale du canal de Wolff persiste beaucoup plus fréquemment et forme la plus grande partie du PAROVAIRE.

Les schémas de la figure 279 et le tableau qui les accompagne faciliteront l'intelligence des phénomènes évolutifs que nous venons d'exposer et aideront à en saisir clairement l'ensemble.

Au début les canaux génitaux et l'intestin débouchent en arrière dans une *cavité commune*, le CLOAQUE ; *cette disposition est permanente chez tous les Sauropsidés ainsi que chez les Mammifères inférieurs*. Chez les *Mammifères supérieurs* l'apparition du PÉRINÉE, dans le cours du développement, vient séparer la terminaison de ces deux ordres de canaux, de sorte que l'*appareil digestif* et l'*appareil génito-urinaire* acquièrent des orifices distincts (fig. 279 G, H). Ce n'est qu'à partir de ce moment qu'existe le *sinus uro-génital* formé par le prolongement pédiculé de l'allantoïde, dont il a été déjà question à plusieurs reprises. Sur sa paroi antérieure se développe, dans les types supérieurs, le PÉNIS (ou le CLITORIS).

Les *Mammifères* possèdent seuls un CANAL URO-GÉNITAL ; chez les *Oiseaux* il s'atrophie de bonne heure pendant la période fœtale avec l'allantoïde qui lui a donné naissance. Chez ces animaux tous les canaux (*uretères*, *canaux de Müller*, *canaux de Wolff*) s'ouvrent, par suite, dans le cloaque. Il ne se développe jamais de périnée.

Pour terminer, encore un mot sur le mode de formation de l'APPAREIL RÉNAL DÉFINITIF (*métanéphros*) des *Amniotes*.

Sur la face dorsale de l'extrémité postérieure du canal de Wolff, à peu de distance de sa terminaison dans le cloaque, apparaît un diverticule, qui s'accroît d'arrière en avant au sein d'une masse allongée de cellules, située entre les somites et le péritoine, commençant derrière les reins primitifs, qu'elle recouvre cependant aussi en partie sur la face dorsale et s'étendant assez loin en arrière ; c'est la première ébauche du canal excréteur du rein primitif ou URETÈRE.

Cette masse de cellules, à laquelle Balfour a donné le nom de *blastème du métanéphros* se forme-t-elle aux dépens du mésoderme, *indépendamment du péritoine*, ou bien dérive-t-elle d'une hypertrophie de l'*épithélium péritonéal*, qui se prolongerait entre l'aorte et le canal de Wolff ? c'est ce qu'il n'est actuellement pas possible de décider d'une façon certaine.

Arrivé dans le blastème du métanéphros, l'*uretère* envoie en dedans

une série de *bourgeons creux*, qui se bifurquent bientôt et se réunissent aux *canalicules urinaires* produits ainsi que les *corpuscules de Malpighi* par le blastème du métanéphros (fig. 279 G, H, *N*). *Ces derniers représentent donc les éléments qui sécrètent l'urine;* l'uretère ne donne naissance qu'aux canaux collecteurs (1).

Chez les *Oiseaux* et les *Mammifères* l'uretère ne reste pas d'ailleurs longtemps uni par son extrémité postérieure (où a débuté son développement) au *canal de Wolff;* la partie commune de ces deux conduits se confond en effet avec la paroi postérieure du canal uro-génital, de sorte que chacun d'eux finit par acquérir un orifice distinct (2).

Les deux orifices sont d'abord contigus, mais l'uretère, qui à cette époque était déjà rejeté latéralement, est reporté un peu plus haut que le canal de Wolff. Il en résulte que son orifice se trouve situé de plus en plus haut sur la paroi postérieure du *canal uro-génital*, puis à la limite de la vessie et enfin sur la paroi postérieure de cette dernière. Ces changements sont dus, non pas à une migration active des uretères, mais au développement de la paroi postérieure de l'allantoïde entre l'embouchure des canaux de Wolff et celle des uretères (Mihalcovics).

Après que le système excréteur définitif s'est formé de la façon que nous venons d'exposer, les phénomènes évolutifs ultérieurs consistent essentiellement dans la transformation, que nous avons déjà mentionnée, du canal de Wolff en *canal déférent*, dans l'apparition sur l'extrémité postérieure de ce dernier de la VÉSICULE SÉMINALE, ainsi que dans l'atrophie ou la transformation du rein primitif (fig. 279 G).

Glandes génitales.

Chez tous les Vertébrés les cellules sexuelles mâles et femelles, les OVULES et les CELLULES SÉMINALES, sont produites par différenciation de l'*épithélium du cœlome*. De chaque côté de l'ébauche des somites cet ÉPITHÉLIUM GERMINATIF prolifère et s'enfonce dans la masse du mésoderme dans la direction du dos.

Les cellules sexuelles sont primitivement à l'état indifférent; mais bientôt se manifestent des phénomènes évolutifs différents dans les deux sexes, en même temps qu'elles contractent certains rapports avec le système du rein primitif. Les canalicules du rein primitif s'enfoncent dans la glande génitale, s'y anastomosent (*cordons segmentaires*), et entourent les cellules sexuelles encore indifférentes (OVULES PRIMORDIAUX) réunies en groupes.

Chez la femelle, c'est-à-dire dans l'*ovaire*, ces cordons segmentaires

(1) A cette manière de voir Remak et Kölliker en opposent une autre, d'après laquelle les diverticules de l'uretère formeraient la totalité des canalicules urinifères ainsi que les capsules des corpuscules de Malpighi; du tissu mésodermique environnant proviendraient seulement les vaisseaux sanguins.

(2) Chez les *Reptiles* la disposition primitive persiste et les uretères continuent pendant toute la vie à déboucher dans l'extrémité postérieure des canaux de Wolff.

ne remplissent qu'un rôle transitoire et probablement disparaissent tout à fait plus tard. Il est très improbable qu'ils forment l'ÉPITHÉLIUM DES FOLLICULES, car celui-ci existe avec sa disposition typique dans les œufs des animaux, chez lesquels les cordons segmentaires ne pénètrent jamais dans la glande génitale. Il est bien plus probable que les cellules de l'épithélium folliculaire ou, comme on les appelle encore, les *cellules de la membrane granuleuse*, sont formées par des ovules primordiaux transformés. Celles-ci entourent une *cellule centrale*, l'OVULE OU ŒUF *proprement dit*. Le rôle des cellules de la membrane granuleuse est de fournir des *matériaux nutritifs* au *protoplasma de l'œuf* (1).

Les cellules de la membrane granuleuse en se multipliant de plus en plus forment bientôt plusieurs couches autour de l'ovule primitif; entre ces masses de cellules apparaît une cavité qui est remplie par un liquide (*liquor folliculi*) sécrété par elles (fig. 280, *S*, *Lf*).

Par suite de l'accumulation de ce liquide le follicule se gonfle de plus en plus et les cellules granuleuses sont les unes refoulées à la périphérie (membrane granuleuse), les autres groupées en une saillie (*disque proligère*) qui proémine dans la cavité.

Au milieu du disque proligère est situé l'œuf avec sa *vésicule germinative* et sa *tache germinative* (fig. 280, *Ei*, *K*). Il est entouré par une mince membrane sécrétée par les cellules du disque avec lesquelles il est en contact (*membrane vitelline* ou *pellucide*, *Mp*), et se trouve ainsi dans des conditions particulièrement favorables pour se nourrir aux dépens du liquide du follicule. Le follicule est entouré par une capsule très vasculaire formée par du tissu conjonctif et des fibres musculaires lisses (*theca folliculi*, *Tf*).

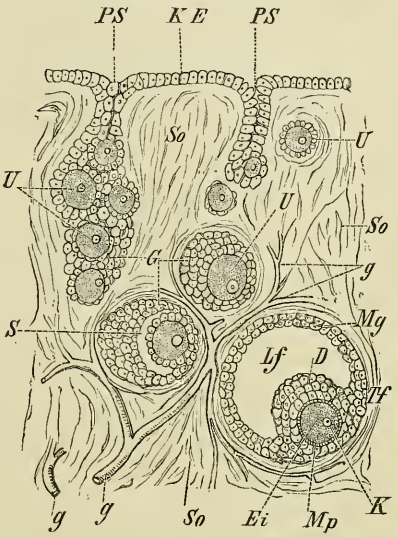


Fig. 280. — Développement des follicules de Graaf chez les *Mammifères*.
KE, épithélium germinatif; *Ps*, cordons sexuels; *So*, stroma de l'ovaire; ce dernier est traversé par des vaisseaux (*g*, *g*); *U*, *U*, ovules primordiaux; *S*, fissure entre les cellules de la membrane granuleuse (*G*) et l'ovule primordial; *Lf*, liquide du follicule; *D*, disque proligère; *Ei*, œuf complètement développé avec sa vésicule germinative et sa tache germinative (*K*); *Mp*, zone pellucide; *Tf*, theca ou enveloppe fibreuse du follicule; *Mg*, membrane granuleuse.

Les follicules ainsi constitués et distendus par le liquide qu'ils renfer-

(1) Cette manière de voir est confirmée par des observations faites non seulement chez les représentants de tous les groupes principaux de Vertébrés, mais aussi chez beaucoup d'Invertébrés. La cellule granuleuse n'est pas purement et simplement absorbée en entier; elle n'est pas transformée en *protoplasma*, mais elle fournit le *deutoplasma*, c'est-à-dire une substance qui n'existe pas primitivement dans les éléments constitutifs de l'ovule. Beaucoups d'œufs primordiaux se détruisent aussi plus tard et servent également de matériaux nutritifs à ceux qui persistent. Là ne se bornent pas les sources auxquelles l'œuf emprunte les éléments de sa nutrition; les *leucocytes* y prennent aussi une grande part, comme le démontrent les observations faites chez un grand nombre de Vertébrés.

ment, lorsqu'ils sont arrivés à maturité, atteignent la surface de l'ovaire, se rompent et expulsent leur contenu dans la cavité abdominale. L'œuf est entraîné par le courant du liquide provoqué par les cellules vibratiles qui tapissent les franges du pavillon et principalement la *frange ovarique*, et arrive de cette façon dans la trompe.

Les vaisseaux de la theca folliculi sont déchirés par la rupture du follicule, et la cavité de ce dernier se remplit de sang. Tout autour se forme une couche de cellules produites par l'épithélium folliculaire; il se produit une dégénérescence graisseuse et l'ensemble constitue ce que l'on appelle un *corps jaune*.

Quant au développement de la *glande génitale mâle*, il a lieu de la façon suivante :

Par suite de l'accumulation de nouveaux canaux segmentaires et d'ovules primordiaux il se produit finalement, principalement chez les *Amniotes*, une masse plus ou moins compacte et dont l'œil a peine à débrouiller la structure; mais lorsque les vaisseaux sanguins, et avec eux un tissu conjonctif abondant, qui constituera plus tard les *cloisons* fibreuses, commence à y pénètrer à partir du hile, les cordons redeviennent distincts et en même temps le testicule se sépare, sauf au point où se trouvent le hile, le rete testis, les vaisseaux efférents et l'épididyme, du rein primitif par suite de la disparition graduelle des canaux segmentaires (1). A la même époque commence le développement des *canalicules séminifères*, qui consiste en ce que les cordons segmentaires, situés dans le parenchyme du testicule, remplis d'ovules primordiaux et anastomosés à la périphérie, se creusent d'un canal dû à l'écartement de leurs cellules qui continuent à se multiplier. En même temps leurs cellules centrales se détruisent et sont résorbées; il est probable que ce sont seulement les *ovules primordiaux* qui disparaissent ainsi.

La paroi de ces canalicules testiculaires est formée par *deux sortes* de cellules, de petites cellules cylindriques (cellules des cordons segmentaires) et de grosses cellules rondes (dérivées des ovules primordiaux). Les premières représentent les CELLULES DE SOUTIEN des canalicules séminifères, les autres les grosses CELLULES TESTICULAIRES. Elle sont disposées sans aucun ordre, parfois sur plusieurs couches, et dans ce cas les cellules testiculaires sont situées vers le centre, les cellules de soutien à la périphérie. Autour des canalicules le tissu conjonctif commence à former une membrane propre (Semon).

Quant à la SPERMATOGENÈSE, il s'en faut qu'elle soit complètement élucidée; mais il paraît hors de doute que les SPERMATOZOÏDES *se forment exclusivement aux dépens des ovules primordiaux contenus dans la glande génitale mâle, c'est-à-dire aux dépens des grosses cellules testiculaires* (2). La preuve

(1) Comp. sur ce point ce qui a été dit au sujet du rein primitif et du canal du rein primitif, ainsi que la figure 279.

(2) La formation des éléments sexuels mâles, des *spermatozoïdes*, a lieu par un processus de division nucléaire intracellulaire. La tête provient toujours du *noyau*, l'*appendice caudal*

nous en est fournie par les recherches de Semper sur les *Plagiostomes*. Chez ces animaux la spermatogenèse a lieu dans ces parties des canalicules testiculaires, auxquelles on donne le nom d'*ampoules*. Or ces dernières ne sont formées que par des *cordons d'œufs primordiaux*, qui se creusent plus tard, tandis que les cordons segmentaires ne fournissent que la partie vectrice des canalicules testiculaires. Dans toute la série des Vertébrés il y a homologie en ce qui concerne le lieu où s'opère la spermatogenèse (Semon).

Organes urinaires.

Poissons.

Chez l'*Amphioxus* on n'a pas encore découvert d'appareil urinaire; mais il ne semble pas impossible que certaines parties modifiées de l'épithélium de la cavité péribranchiale ne déversent dans l'eau, qui passe à travers les fentes branchiales dans la cavité abdominale, les produits de décomposition azotés.

Les Cyclostomes possèdent un *rein précurseur* qui persiste encore après la période fœtale, c'est-à-dire qu'on le retrouve encore chez les jeunes (1). Il présente de nombreux entonnoirs et est à cette époque la seule glande rénale qui fonctionne. Plus tard il devient rudimentaire et le rein primitif remplit son rôle physiologique. Le rein primitif ne présente chez ces animaux aucune relation avec l'appareil génital. Les œufs et le sperme sont expulsés au dehors par les *pores abdominaux*.

Le rein précurseur n'a chez les Téléostéens (sauf chez le *Fierasfer* d'après Emery [?]) qu'une importance passagère; le *rein primitif* représente l'organe excréteur permanent. Il est située entre la colonne vertébrale et la vessie natatoire et forme un long ruban étroit, dont l'étendue est d'ailleurs variable. Il n'est pas rare d'observer des soudures secondaires entre les organes des deux côtés.

L'*uretère* est formé par le canal primaire du rein primitif; il est plus ou moins libre ou peut même être enfoncé dans le parenchyme du rein. En arrière les deux uretères sont en général confondus; ils se dilatent pour former une *vessie urinaire*, qui naturellement n'a rien de commun avec l'organe de même nom (*allantoïde*) des *Amphibiens* et des *Amniotes*. Le canal terminal de cette vessie débouche ordinairement *derrière* l'anus,

(ou les appendices caudaux) probablement du *protoplasma*. Des recherches récentes ont montré que l'appendice caudal n'est pas homogène, mais qu'il est formé de *deux filaments*, composés chacun de plusieurs éléments fibrillaires excessivement fins. Les deux filaments sont réunis par une masse de ciment; chez le *Protopterus* ils sont toujours complètement séparés (W. N. Parker). La comparaison de cette structure fibrillaire du flagellum contractile des spermatozoïdes avec la structure des gros cils vibratiles, que nous a fait connaître Engelmann, se présente naturellement à l'esprit.

(1) D'après les recherches de A. Dohrn il existe chez l'*Ammocète* un *cloaque*, c'est-à-dire que les conduits des reins ne débouchent pas dans la cavité péritonéale, mais dans le rectum. Il y a donc ici une *fente uro-anale;* pendant la transformation de l'Ammocète en *Petromyzon* il se forme une *fente anale*, et une *fente uro-génitale*.

tantôt isolément, tantôt réuni aux conduits sexuels, par un *pore* ou au sommet d'une *papille uro-génitale*.

Le canal primaire du rein primitif ne se divise jamais chez les *Téléostéens* en *canal secondaire du rein primitif* et en *canal de Müller*, comme c'est le cas chez les Sélaciens. Chez ceux-ci le rein primitif se divise en deux parties, l'une *antérieure*, l'autre *postérieure*. La première entre en relation *chez le mâle* avec la glande génitale et envoie ses canalicules dans le canal secondaire du rein primitif, la seconde persiste comme organe exclusivement urinaire et déverse sa sécrétion par l'intermédiaire des uretères dans le canal secondaire du rein primitif, de sorte que celui-ci fonctionne en même temps comme *uretère* et comme *canal déférent*. Chez la *femelle* la glande génitale n'a aucun rapport avec le canal secondaire du rein primitif, et les œufs sont déversés au dehors par le *canal de Müller*. (Pour bien comprendre ces dispositions je renverrai à la figure 283, qui représente le système génito-urinaire des *Urodèles*.)

Le rein (rein primitif) se compose en général, comme on l'a vu, d'une partie antérieure plus étroite et d'une partie postérieure et moyenne plus large. Son bord externe offre fréquemment des incisures qui indiquent que l'ébauche de l'organe était primitivement segmentaire; les *néphrostomes* fœtaux présentent aussi une disposition métamérique concordante. Plus tard le caractère segmentaire disparaît, car les entonnoirs rénaux sont sans exception bien moins nombreux chez l'animal adulte que les vertèbres qui correspondent à la cavité viscérale. D'ailleurs leur nombre et leur taille présentent de nombreuses variations suivant les genres ou même suivant les individus (1).

Le rein chez les Dipnoïques, au moins chez le *Protopterus*, est entouré dans toute son étendue, sauf en dessus, par une couche épaisse de tissu lymphoïde et graisseux. Il n'existe pas de néphrostomes. Quant aux canaux excréteurs ils ne diffèrent pas de ceux des *Sélaciens* (W. N. Parker).

Parmi les Ganoïdes les *Esturgeons* paraissent présenter dans la conformation de leur appareil urinaire plusieurs points de ressemblance avec les *Sélaciens;* mais cet appareil est encore peu connu et exigerait de nouvelles recherches. Il en est de même pour les *Ganoïdes osseux* où nous devons nous attendre à trouver une conformation qui établisse la transition aux organes urinaires des *Téléostéens*.

Amphibiens.

Les *Gymnophiones* nous présentent la disposition la plus primitive; chez eux les reins (fig. 281, en *Ni* entre *Mg* et *Mg*) ont la forme d'un long ruban étroit et variqueux, qui s'étend en général depuis le cœur jusqu'à l'extrémité antérieure du cloaque. En les observant avec attention on voit qu'ils sont composés de pelotons *strictement segmentaires* pendant la période embryonnaire (c'est-à-dire correspondant à la segmentation de la colonne vertébrale), formés chacun d'un *corpuscule de Malpighi*,

(1) Les néphrostomes persistent *pendant toute la vie* chez les *Squatina*, *Acanthias*, *Spinax*, *Centrophorus*, *Scymnus*, *Hexanchus*, *Pristiurus*, *Scyllium* et *Chiloscyllium*.

d'un *entonnoir péritonéal* ou *néphrostome* ainsi que d'un *canal excréteur* (comp. fig. 278 A).

Chez l'adulte cette disposition persiste parfois dans la portion antérieure du rein, tandis que dans le reste de l'organe on trouve plus tard

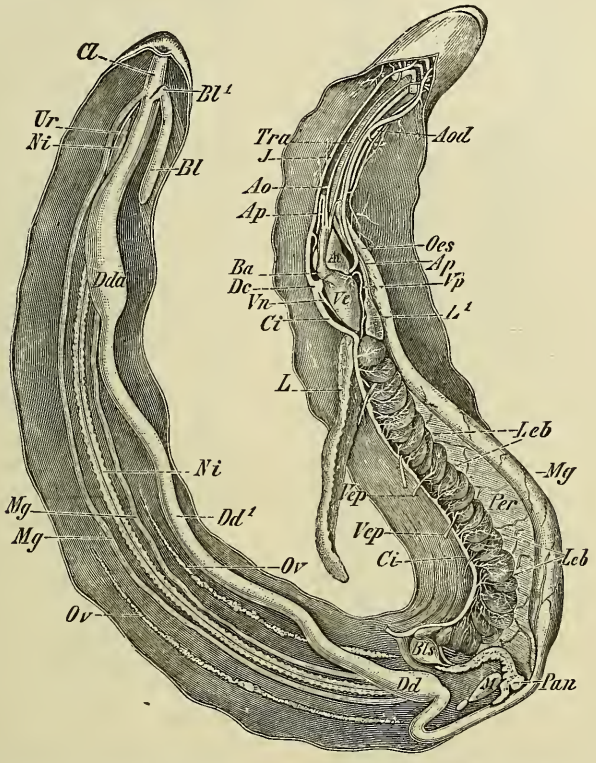


Fig. 281. — Ensemble des viscères du *Siphonops annulatus* mâle. Les téguments ont été fendus sur la ligne médiane inférieure et rejetés des deux côtés.

Canal intestinal: Oes, œsophage ; *Mg*, estomac; *Dd, Dd¹*, intestin moyen; *Dda*, intestin terminal; *Cl*, cloaque; *Bl, Bl¹*, grande corne antérieure et petite corne postérieure de la vessie urinaire; *Leb*, foie; *Bls*, vésicule biliaire; *Pan*, pancréas; *M*, rate ; *Per*, péritoine (ligament gastro-hépatique).

Organes génito-urinaires : Ov, ov, ovaires; *Mg, Mg*, canaux de Müller (oviductes); *Ni, Ni*, rein ; *Ur*, uretère.

Appareil respiratoire : L, poumon droit bien développé; *L¹*, poumon gauche rudimentaire ; *Tr*, trachée.

Appareil circulatoire : Ve, ventricule ; *A*, oreillette; *B*, cône artériel ; *Ao*, aorte ascendante droite; la gauche n'a pas été représentée ; *Aod*, aorte descendante gauche ; *Ap, Ap*, artère pulmonaire ; *Vp*, veine pulmonaire ; *Vn*, veine qui amène au cœur le sang des organes génito-urinaires, des muscles du dos et du canal rachidien ; *J*, veine jugulaire ; *Ci*, veine cave inférieure; *Dc*, canal de Cuvier; *Vep, Vep*, veine porte.

par suite de phénomènes d'accroissement secondaires jusqu'à vingt entonnoirs dans un seul segment du corps. Le nombre total des néphrostomes peut s'élever dans chaque rein à mille ou davantage.

Quant au *canal collecteur*, ainsi qu'aux rapports du reste du système rénal avec les organes génito-urinaires, les *Gymnophiones* ressemblent essentiellement aux autres Amphibiens, et nous devons nous attendre à trouver ici, comme je l'ai indiqué à plusieurs reprises, des points de rapprochement avec les *Sélaciens*.

Les reins des *Urodèles* et des *Anoures* sont situés, comme partout, dans la partie dorsale de la cavité viscérale; ils sont tantôt allongés, tantôt plus compacts, plus courts et limités à la région moyenne du tronc.

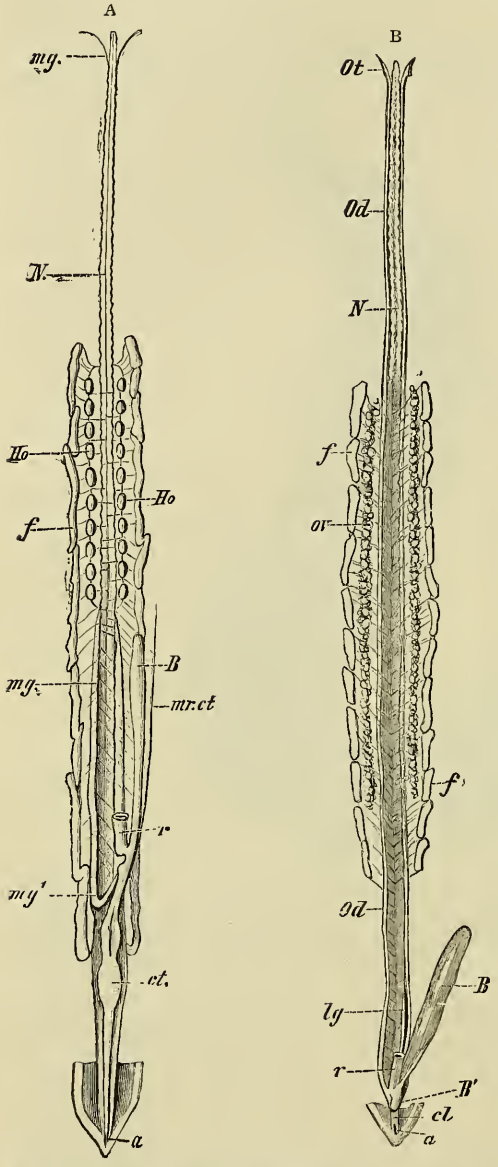


Fig. 282.— Appareil génito-urinaire mâle (A) et femelle (B) de l'*Epicrium glutinosum* (d'après J. W. Spengel). *NN*, reins; *mg*, *mg'*, canal de Müller du mâle, qui correspond à l'oviducte (*Od*) de la femelle; *Ot*, pavillon de l'oviducte; *Ho*, testicule; *ov*, ovaire; *f*, *f*, corps adipeux; *lg*, canal de Leydig; *B*, *B*, vessie urinaire; *ct*, *cl*, cloaque, qui débouche à l'extérieur en *a*; *mr. ct*, muscle rétracteur du cloaque; *r*, rectum.

Chez les *Urodèles* ils sont toujours divisés en deux parties, l'une antérieure étroite, l'autre postérieure plus compacte. Cette dernière, qui fonctionne seule comme *glande urinaire*, porte le nom de REIN PELVIEN (fig. 283, *N*); la partie antérieure représente la partie génitale du rein (REIN SEXUEL). Cela est dû à ce que des canalicules séminifères, les vaisseaux efférents (fig. 283 A, *Ho*, *Ve*, *Ve*), se rendent soit directement, soit indirectement par l'intermédiaire d'un conduit collecteur (†), du testicule dans le parenchyme du rein où ils débouchent dans les canalicules urinifères. Ceux-ci, à partir de l'embouchure des vaisseaux efférents, sont donc traversés, comme le *canal de Leydig* qui commence à l'extrémité antérieure du rein, par l'urine et le sperme (fig. 283 A, *lg*, *a*). Les deux canaux de Leydig chez les Urodèles et les Anoures s'ouvrent en arrière (après avoir encore reçu chez les Urodèles mâles de long canaux collecteurs provenant du rein pelvien) chacun isolément dans le cloaque, sans avoir aucun rapport non plus avec les conduits génitaux.

Chez les *Anoures*, les conduits de Leydig, par suite de la position du rein, sont libres dans la cavité viscérale dans une grande partie de leur étendue et présentent chez les mâles, pendant la pé-

riode de la reproduction, une dilatation qui sert de réservoir du sperme (vésicule séminale).

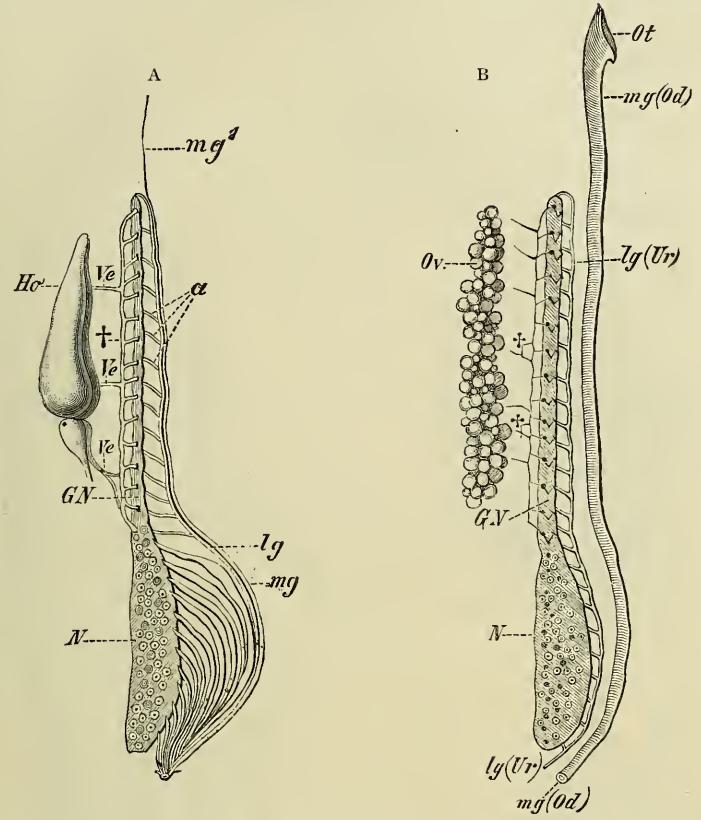


Fig. 283. — Schéma de l'appareil génito-urinaire d'un *Urodèle mâle* (A) et d'un *Urodèle femelle* (B), d'après une préparation du *Triton taeniatus* (d'après J. W. Spengel).
Ho, testicule; *Ve*, *Ve*, canaux efférents qui se réunissent dans un canal commun (†); *a*, conduits excréteurs des canalicules urinifères, qui se déversent dans le canal de Leydig (canal excréteur commun du sperme et de l'urine); ce dernier fonctionne seulement comme uretère (*Ur*) chez la femelle (*lg*. fig. B). Les canaux efférents et le canal de Leydig (*lg*) sont atrophiés ici; *mg*, *mg*¹, (*Od*), canal de Müller; *Ot*, orifice de ce dernier (pavillon de l'oviducte) chez la femelle; *GN*, rein génital (épididyme du mâle); *N*, rein pelvien ou rein proprement dit.

Vis-à-vis le point où ils débouchent est située la *vessie urinaire*, souvent bicorne, dont j'ai déjà indiqué plus haut, dans les chapitres relatifs au système digestif et au système vasculaire, la signification morphologique.

On ne trouve des traces de l'*ébauche segmentaire* de l'appareil génito-urinaire chez les *Urodèles* que dans la portion sexuelle du rein; dans la portion pelvienne, comme dans le rein tout entier des *Anoures*, qui est un organe aplati, plus uniforme, compact ou seulement moins lobé, elles ont complètement disparu. Chez les uns comme chez les autres les *néphrostomes* persistent en grand nombre pendant toute la vie sur la face *ventrale* du rein recouverte par le péritoine (1).

(1) Chez les Anoures les glandes génitales sont situées en dedans et en dessous des reins; en avant d'elles est situé un corps graisseux digité (fig. 284, *FK*).

Chez les *Anoures* les néphrostomes ne communiqueraient que pendant la période larvaire avec les canalicules urinifères ; plus tard ils s'en éloigneraient pour venir déboucher dans les veines portes. Par suite de ce changement la cavité viscérale des Anoures représenterait, comme celle des Amniotes, un espace lymphatique, puisque le liquide transsudé dans la cavité péritonéale, qui était perdu pour l'organisme, se trouve dès lors ramené comme le reste de la lymphe dans le système vasculaire sanguin et ne sort pas ainsi du corps.

Fig. 284.

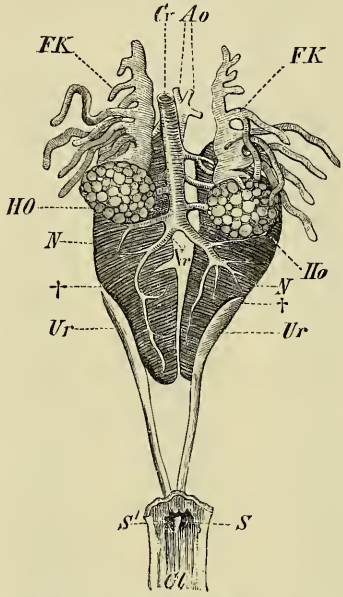


Fig. 284. — Appareil génito-urinaire de la *Rana esculenta* mâle.

N, *N*, reins ; *Ur*, *Ur*, uretères (canaux de Leydig), qui sortent en † sur le bord externe du rein ; *S*, *S'*, leur orifice dans le cloaque (*Cl*) ; *Ho*, *Ho*, testicules ; *FK*, *FK*, corps adipeux ; *Cv*, veine cave inférieure ; *Ao*, aorte ; *Vr*, veines efférentes de la circulation de la veine porte rénale.

Fig. 285.

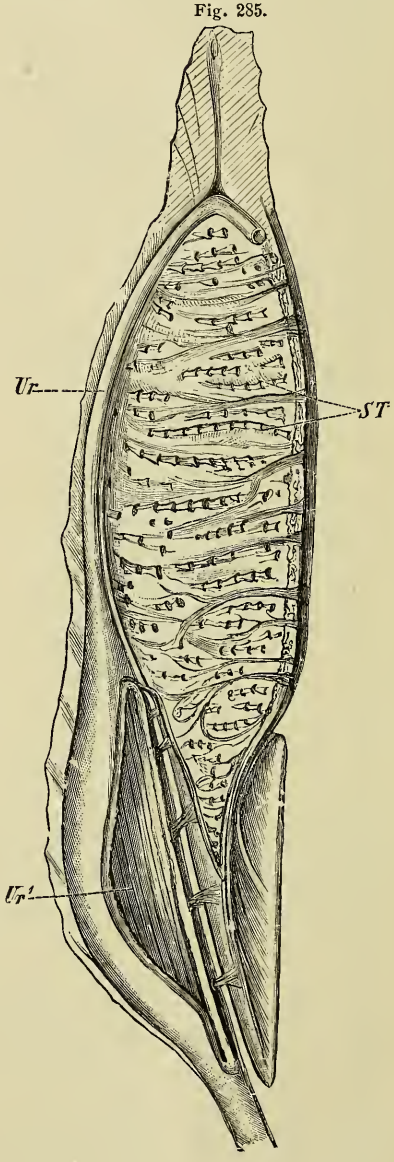


Fig. 285. — Rein avec des néphrostomes du *Discoglossus pictus* mâle (d'après J. W. SPENGEL).

On voit en *ST*, sur la face libre en rapport avec la cavité ventrale les néphrostomes (entonnoirs segmentaires) ; *Ur*, uretère (canal de Leydig), qui s'élargit en *Ur'*, pour former la vésicule séminale.

Reptiles et Oiseaux.

Ici, comme chez *tous les autres Amniotes*, le rein primitif, *lorsqu'il persiste après la période embryonnaire*, n'a plus en général rien de commun avec l'appareil excréteur, et la fonction de glande urinaire est

remplie par un nouveau *rein* (MÉTANÉPHROS) *toujours dépourvu de néphrostomes* (1).

Celui-ci n'acquiert jamais l'étendue du rein primitif, qui, chez les *Anamniens*, s'étend souvent dans toute la longueur de la cavité viscérale; il est en général petit, compact ou lobé, le plus souvent limité à la moitié postérieure du tronc ou même complètement rejeté dans la région pelvienne, comme c'est le cas pour la plupart des *Reptiles* et pour tous les *Oiseaux* (fig. 287, *N*). L'extrémité postérieure, fréquemment amincie, du rein peut même pénétrer jusque dans la base de la queue, par exemple chez les *Lacerta*, où elle se fusionne en ce point avec celle du côté opposé.

Fig. 287.

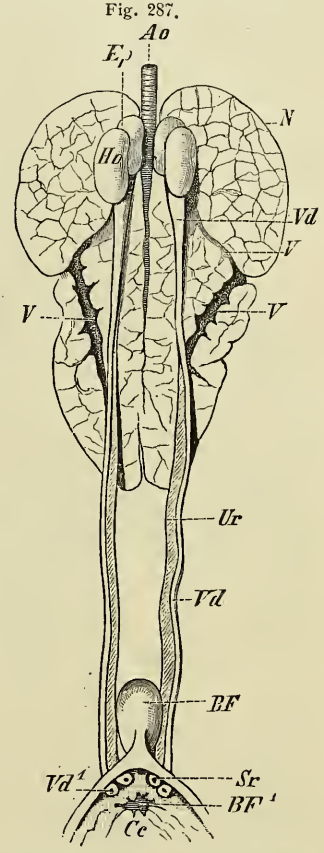


Fig. 286.

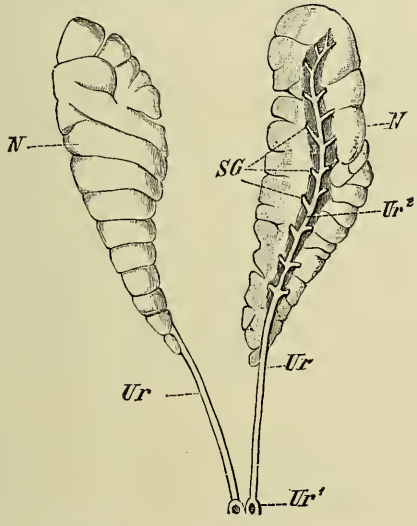


Fig. 286. — Appareil urinaire du *Monitor indicus*. Le rein droit est représenté dans sa position naturelle, le rein gauche est tourné en dehors autour de l'axe longitudinal, de façon à montrer l'uretère et les canaux collecteurs. La vessie n'a pas été représentée.

N, N, rein ; *SG*, canaux collecteurs qui se déversent dans l'uretère *Ur*² ; *Ur*¹, orifice de l'uretère dans le cloaque.

Fig. 287. — Appareil génito-urinaire de l'*Ardea cinerea* mâle.

N, rein ; *Ur*, uretère qui débouche en *Sr* dans le cloaque (*Cc*). Ce dernier est fendu. *Ho*, testicule; *Ep*, épididyme; *Vd*, canal déférent qui débouche en *Vd*¹ sur une papille du cloaque; *BF*, bourse de Fabricius, qui débouche en *BF*¹ également dans le cloaque ; *V*, *V*, sillons formés par des veines superficielles sur la face ventrale des reins ; *Ao*, aorte.

D'après ce qui vient d'être dit, les *uretères* ne sont plus libres dans la cavité abdominale, ou le sont dans une étendue plus ou moins considérable. Ce dernier cas se manifeste chez les *Crocodiles* et surtout chez les *Oiseaux* où les reins sont comme moulés dans la cavité du bassin, de sorte que leur face dorsale présente en creux le relief du squelette (fig. 287, *Ur*). La face ventrale aplatie du rein est, en général, ici lobée

(1) Sur la persistance du rein primitif chez les Sauriens, voyez page 344.

et souvent parcourue par des sillons très profonds, formés par les veines qui s'y enfoncent; l'extrémité postérieure des deux reins peut, comme chez les *Lacertiliens*, se fusionner sur la ligne médiane.

Les reins ne sont pas toujours symétriques, surtout chez les *Serpents*, où ils présentent de nombreux lobes et où, comme chez les *Sauriens apodes*, ils ont une forme allongée, étroite et rubanée correspondant à celle du corps.

Tous les *Sauriens* (y compris les Scinques) et les *Tortues* ont une vessie urinaire plus ou moins profondément bifide au sommet, ce qui indique que son ébauche est paire. Elle se développe sur la paroi ventrale du cloaque. Elle fait défaut aux *Serpents*, aux *Crocodiles* et aux *Oiseaux*.

Mammifères.

Les reins des Mammifères, relativement petits, sont situés sur les côtés de la colonne vertébrale sur le muscle carré des lombes et sur les côtes. Ils présentent en général un bord externe convexe et un bord interne concave. Ce dernier est appelé *hile*, parce que c'est à ce niveau que pénètrent les vaisseaux sanguins et que sort l'uretère. La partie initiale de l'uretère dilatée, et souvent divisée en plusieurs parties secondaires, constitue le *calice* ou les *calices* (fig. 288, *Ca*) qui entourent de petites papilles sur lesquelles viennent déboucher, en nombre variable, les canalicules urinifères (fig. 288, entre *Pr* et *Ca*). Les calices se réunissent en une grande cavité commune, le *bassinet*, auquel fait suite l'uretère qui va se déverser dans la vessie (fig. 288, *Pe*, *Ur*).

L'*urètre*, qui part de la vessie, est court chez la *femelle;* mais chez le mâle il est uni à l'*organe d'accouplement* volumineux et forme un long canal (*sinus uro-génital*), pourvu d'un corps érectile (*corps spongieux de l'urètre*).

Pendant la période embryonnaire, le rein est une masse composée de plusieurs lobes distincts; il peut conserver cette organisation pendant toute la vie (*Cétacés*, *Pinnipèdes*, *Ours*, *Loutre*, *etc.*), ou bien les lobes peuvent se confondre plus ou moins complètement, de sorte que l'organe a l'aspect bosselé ou même entièrement lisse (fig. 289).

Néanmoins, même dans ce dernier cas, la division primitive en lobes se reconnaît plus ou moins nettement sur une coupe de l'organe. On y distingue une couche interne (*substance médullaire*), formée par un assemblage de cônes ou de *pyramides* (fig. 288, *M*, *Pr*), et une couche externe (*substance corticale*), qui envoie entre les pyramides des prolongements connus sous le nom de *colonnes de Bertin* (fig. 288, *R*, *B*). Les pyramides correspondent aux lobes embryonnaires du rein; mais il est à remarquer que plusieurs lobes peuvent se réunir et correspondre à une seule pyramide.

Les *corpuscules de Malpighi* ainsi que les canalicules contournés entourés de vaisseaux sanguins du rein des Mammifères sont situés dans la *substance corticale*, les

canalicules droits principalement dans les *pyramides;* ceux-ci après s'être réunis de proche en proche de façon à former des canalicules collecteurs plus volumineux viennent déboucher au sommet des papilles.

Chez tous les Mammifères, les *uretères* sont libres dans une grande partie de leur étendue dans la cavité abdominale ; ils viennent toujours déboucher sur la face postérieure de la *vessie urinaire*, soit, ce qui est le

Fig. 288.

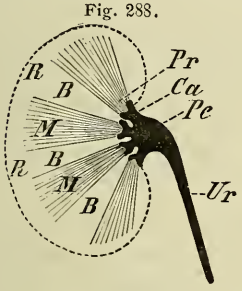


Fig. 289 B.

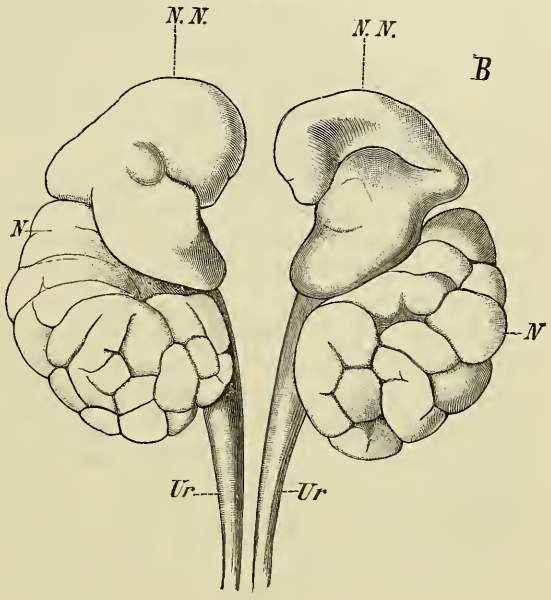


Fig. 289 A.

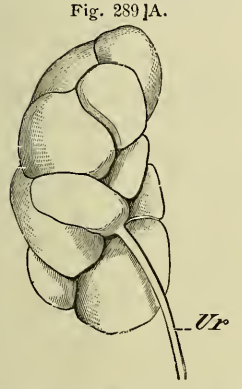


Fig. 288. — Coupe longitudinale schématique d'un rein de *Mammifère*.
R, R, substance corticale ; *M, M*, substance médullaire disposée en pyramides (*Pr*, pyramides de Malpighi) ; *B, B*, pyramides de Bertin, prolongements de la substance corticale entre les pyramides de Malpighi ; *Ca*, calices ; *Pe*, bassinet ; *Ur*, uretère.

Fig. 289. — A, Rein droit du *Chevreuil* ; B, reins et capsules surrénales d'un *embryon humain*. *N*, reins divisés en lobes ; *Ur, Ur*, uretères ; *N, N*, capsules surrénales.

cas le plus fréquent, dans le *bas-fond* de la vessie, soit plus haut, près du sommet. La vessie est tantôt située dans la cavité abdominale, tantôt plus bas dans le bassin.

La vessie urinaire, qui ne fait défaut à aucun Mammifère, dérive de la portion postérieure de la partie intra-abdominale de l'allantoïde, c'est-à-dire de son pédicule ou *ouraque*. La portion antérieure du pédicule devient le *ligament vésical moyen* (1). La vessie présente des variations

(1) On ne trouve aucune trace de l'*ouraque* ni des *artères ombilicales* chez les *Marsupiaux*. L'*allantoïde* tout entière est contenue dans la cavité abdominale ou dans la cavité pelvienne ; en même temps que l'animal s'accroît elle augmente de volume d'une façon absolue, mais non pas relative et fonctionne pendant toute la vie comme *vessie urinaire*. De sorte que chez ces animaux les artères de l'allantoïde (*artères vésicales supérieures* ou *ombilicales*) persistent pendant toute la vie. *Il n'existe donc entre la vessie urinaire des Placentaires* et celle des *Implacentaires* qu'une homologie incomplète.

de forme extrêmement nombreuses ; mais elles n'ont qu'une importance secondaire, aussi les passerons-nous ici sous silence.

Organes génitaux.

Poissons.

Chez l'*Amphioxus*, la glande génitale reste longtemps à l'état d'indifférence sexuelle. Son ébauche est strictement segmentaire, et chacune de ses parties débouche isolément dans la cavité péribranchiale. Il n'est pas besoin d'insister sur la grande différence qui existe sous ce rapport entre l'Amphioxus d'une part, et l'ensemble des Crâniotes d'autre part. De la cavité péribranchiale les produits sexuels sont déversés à l'extérieur à travers la *bouche*.

Les glandes génitales des Cyclostomes forment un organe impair, allongé, suspendu au côté dorsal de l'intestin par un repli du péritoine le *mésoarium* ou le *mésorchium* (1). Chez les *autres Poissons* les glandes sexuelles impaires sont l'exception et ne doivent être admises qu'après un examen très attentif (voy. plus bas) ; il y a souvent asymétrie entre les glandes des deux côtés. L'une des glandes peut même disparaître complètement, par exemple chez l'*Ammodytes tobianus*, le *Cobitis barbatula*, etc. Primitivement, l'ébauche des glandes sexuelles de tous les Poissons est, comme chez tous les autres Vertébrés, paire, et leur fusion *n'est qu'un phénomène secondaire*. Les *ovaires* et les *testicules* présentent une forme et une situation presque identiques chez tous les Téléostéens. Il en est de même de la disposition de leurs conduits vecteurs.

L'ovaire des Téléostéens est en général un sac clos en avant ; les œufs se développent dans des lamelles longitudinales ou transversales de sa paroi interne ; son prolongement postérieur représente l'*oviducte*. Les *oviductes*, en général courts, se réunissent fréquemment en arrière en un canal commun ; celui-ci aboutit à une fente ou au sommet d'une papille qui peut se prolonger en tube. Les oviductes des Téléostéens ne méritent d'ailleurs nullement ce nom, car ils ne dérivent pas des *canaux de Müller ;* ce sont des formations particulières, c'est-à-dire des parties qui se sont séparées de l'extrémité postérieure de la cavité abdominale primitive ou de la séreuse. Si cette séparation est incomplète pendant la période embryonnaire, il en résulte la formation des *entonnoirs péritonéaux* des *Salmonides*, dont il sera question plus bas.

Les testicules des Téléostéens sont des corps allongés, ovales ou

(1) Chez tous les jeunes individus femelles de *Myxine*, chez lesquels les œufs ne sont pas encore arrivés à maturité, la partie postérieure des glandes sexuelles présente la structure des *testicules*, de sorte que l'on peut dire qu'il y a ici *hermaphrodisme*. La spermatogenèse s'y opère comme dans les testicules. Il semble donc, surtout si l'on considère que les mâles sont excessivement rares comparés aux femelles, qu'il puisse y avoir chez les *Myxinoïdes* une *fécondation hermaphrodite*. Il est d'ailleurs à remarquer que chez les individus dont les œufs sont mûrs, bien développés, on ne trouve en général aucune portion testiculaire dans l'ovaire (Cunningham).

prismatiques, qui sont en rapport, en dessus avec les reins, en dessous avec l'intestin. Leurs *canaux excréteurs*, souvent d'un blanc intense, se réunissent près de leur terminaison en un canal commun très court qui débouche à l'extérieur entre le rectum et l'urètre. Ils ont la même signification morphologique que les oviductes, de sorte que chez les *Téléostéens* il n'existe pas plus de *canal de Wolff* que de *canal de Müller* (1).

Chez les *Cyclostomes*, chez quelques *Téléostéens* (*Anguilles* et *Salmonides* femelles) et chez le *Laemargus borealis* (*Sélacien*) les produits sexuels sont expulsés à travers les *pores abdominaux*.

C'est là, comme le montre l'embryologie des *autres Téléostéens*, la disposition *primitive*. On doit se représenter les *ovaires* de tous les *Poissons* comme formant primitivement deux lamelles suspendues au péritoine, de chaque côté de la colonne vertébrale, et dont toute la surface produisait des œufs. Ces œufs parvenaient à l'extérieur par les pores abdominaux. *Pour amener plus sûrement les œufs aux pores abdominaux, il se forma des sillons longitudinaux dans le péritoine; ceux-ci en se transformant en tubes donnèrent naissance aux sacs ovariens avec leur canal excréteur en continuité directe avec eux qui caractérisent la plupart des Téléostéens* (Mac Leod).

Chez les Sélaciens les ovaires sont pairs, dans l'immense majorité des cas; les *oviductes*, qui *contrairement à ceux des Téléostéens sont toujours séparés des ovaires*, sont sans exception au nombre de deux. Leur orifice commun ou *pavillon* est situé tout à fait en avant dans la cavité du tronc, immédiatement derrière le cœur. Leur partie antérieure, qui renferme la *glande coquillière*, est toujours beaucoup plus étroite que la partie postérieure qui est dilatée et forme une sorte d'*utérus*, dans lequel se développe l'embryon chez les *Squales vivipares*. En arrière leurs extrémités se réunissent pour former un canal commun qui débouche dans le cloaque, un peu en arrière de l'orifice des uretères.

La *glande coquillière* produit une substance qui se durcit à l'air et qui forme autour de l'œuf une enveloppe solide, cornée. Elle est surtout très développée (biconvexe) chez les *Sélaciens ovipares*, c'est-à-dire chez les *Scyllides* (Squales), chez les *Rajides* (Raies) et chez les *Chimères*. La coque de l'œuf est, en général, allongée, quadrilatère et terminée à chaque angle par un appendice contourné sur lui-même.

Chez les *Squales vivipares*, où la coque de l'œuf est mince, l'embryon se développe dans l'utérus. La vésicule ombilicale est en général libre et n'affecte aucune adhérence avec la paroi de l'utérus; mais chez quelques espèces, par exemple chez le *Mustelus laevis* et les *Carcharias*, elle est attachée à un véritable *placenta utérin;* les plis et les saillies de

(1) Chez le *Serranus* et chez le *Chrysophrys* il existe un testicule bien développé dans la paroi de l'oviducte; on y trouve aussi un canal déférent; il est représenté par des cavernes allongées à parois épaisses qui entourent le canal ovarien tout entier. Le *Serran* se féconde lui-même; chez le *Chrysophrys* la fécondation est réciproque. Les Poissons à hermaphrodisme inconstant, tels que le *Gadus morrhua*, le *Scomber scomber*, le *Clupea harengus*, établissent le passage à l'organisation ordinaire, de sorte que l'on a ainsi trois degrés de développement.

sa surface pénètrent en effet dans des enfoncements correspondants de la muqueuse utérine. Les rapports des vaisseaux de la vésicule ombilicale, étroitement anastomosés entre eux, avec la muqueuse utérine sont les mêmes que dans les *cotylédons* des Ruminants (voy. le chapitre relatif aux relations entre la mère et le fœtus).

Les TESTICULES des SÉLACIENS, toujours pairs et symétriques, sont suspendus dans le mésorchium, dans la partie antérieure de la cavité abdominale, au-dessus du foie. Ils se composent de nombreuses *vésicules* ou *capsules*, dans lesquelles se développent les *spermatozoïdes*.

Les *canaux efférents* dirigés transversalement viennent se réunir aux canalicules antérieurs du rein primitif (épididyme) et forment un canal longitudinal, d'où part un système de canaux transversaux en même nombre que les canaux efférents.

Le *canal de Müller* est rudimentaire chez les Squales mâles. Sa cavité est très étroite et souvent interrompue.

Chez les GANOÏDES, le *Lépidostée* femelle présente les mêmes dispositions que les *Téléostéens;* chez les *Ganoïdes cartilagineux* le canal primaire du rein primitif semble se diviser, bien qu'incomplètement, en un *canal de Müller* et un *canal secondaire du rein primitif (canal de Leydig)*. Ce dernier fonctionne probablement chez les mâles comme canal vecteur commun du sperme et de l'urine, chez la femelle comme *uretère* seulement.

Si ces faits venaient à être confirmés par des recherches embryologiques précises, les *Ganoïdes cartilagineux* présenteraient dans le développement de leur appareil génital des rapports encore plus primitifs que les *Sélaciens*.

Chez les DIPNOÏQUES, au moins chez le *Protopterus*, le canal vecteur des testicules correspond au canal secondaire du rein primitif, le canal vecteur des ovaires au canal de Müller, tout comme chez les Sélaciens (W. N. Parker).

Les *organes d'accouplement* des Sélaciens seront étudiés plus loin.

Amphibiens.

Chez tous les *Amphibiens*, les *glandes génitales*, qui occupent dans la règle le milieu de la cavité viscérale, sont disposées *symétriquement* à droite et à gauche de la colonne vertébrale; leur forme varie en général avec la forme du corps. C'est ainsi que les OVAIRES des GYMNOPHIONES sont de longs rubans étroits (fig. 282 B, *Ov*), et que leurs TESTICULES sont disposés en chapelet, leurs différentes parties ou testicules élémentaires étant réunies les unes aux autres par un long canal collecteur (fig. 282 A, *Ho*, et 290, *Sg*). Chacun de ces testicules élémentaires se compose d'une série de capsules globuleuses (fig. 290, *K*) où s'élabore le sperme; il est traversé par le canal collecteur, dans lequel se déverse celui-ci. La partie libre du canal collecteur intermédiaire entre deux testicules élémentaires consécutifs donne naissance à un canalicule transversal (*Q*), qui se dirige vers le rein (*N*, *N*) et s'abouche, dans son intérieur, dans un long canal longitudinal (*L*, *L*). Celui-ci conduit finalement le sperme dans un deuxième système de canaux transversaux (Q^1, Q^1) et de là aux corpuscules de Malpighi, d'où il passe par le système de canaux du rein dans le canal excréteur commun du sperme et de l'urine (*HS*). L'APPAREIL GÉNITAL MALE de tous les URODÈLES (fig. 283 A, *Ho*) et de certains

Anoures (*Bufo*) présente essentiellement la même disposition (voy. le chapitre relatif à l'appareil urinaire). Le testicule offre d'ailleurs les modifications les plus variées dans sa configuration extérieure ; il est tantôt ovale, allongé en pointe à une de ses extrémités, fusiforme (fig. 283 A, *HO*) (*Urodèles*), tantôt arrondi (*Anoures*) (fig. 284, *Ho*).

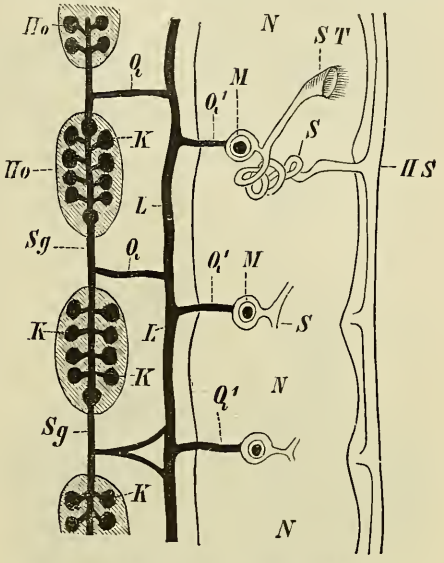


Fig. 290. — Schéma d'une portion de l'appareil génital mâle des *Gymnophiones*.
Ho, Ho, testicules ; *Sg*, canal commun des testicules ; *K, K*, capsules des testicules ; *Q, Q*, canaux transversaux efférents, qui se déversent dans le canal longitudinal (*L, L*) ; Q^1, Q^1, deuxième série de canaux transversaux ; *M, M*, corpuscules de Malpighi ; *N, N*, rein ; *ST*, entonnoirs segmentaires ; *S*, canaux en lacet ; *HS*, canal commun de l'urine et du sperme.

Chez les *Rana*, *Bombinator*, *Alytes*, les canaux efférents du testicule se séparent de plus en plus du système urinaire, c'est-à-dire qu'ils s'abouchent directement avec l'uretère, *sans se réunir aux canalicules du rein* (*Rana*), ou se terminent la plupart en cul-de-sac, les antérieurs seulement entrant en communication directe avec l'uretère (*Bombinator*). Enfin chez l'*Alytes* les canaux efférents se déversent au niveau de l'extrémité antérieure du rein dans le *canal de Müller ;* c'est là une disposition dont il n'existe aucun autre exemple dans le règne animal et qui mériterait d'être examinée à nouveau. Le canal de Müller fonctionne donc ici comme canal déférent ; il reçoit l'uretère qui sort de l'extrémité postérieure du rein, et ce n'est qu'après la réunion de ces deux canaux que se trouve constitué le canal vecteur commun du sperme et de l'urine.

Chez tous les autres Amphibiens mâles les *canaux de Müller* existent également.

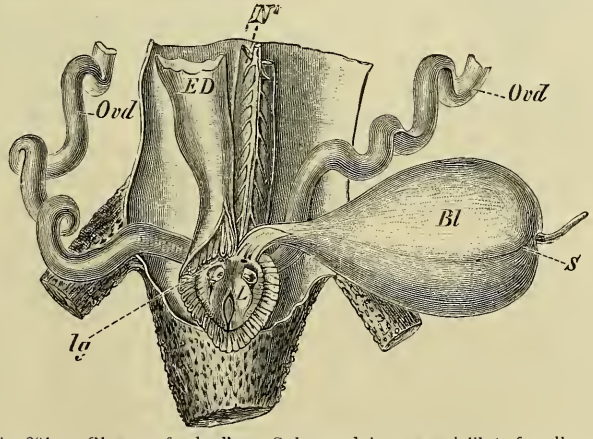


Fig. 291. — Cloaque fendu d'une *Salamandrina perspicillata* femelle.
ED, intestin terminal, et *Bl*, vessie urinaire fendus à leur orifice dans le cloaque ; *S*, sillon de la vessie ; *N*, reins ; *lg*, orifice des canaux de Leydig (uretère) ; *Ovd, Ovd*, oviductes qui s'ouvrent au sommet de deux papilles, à gauche du repli de la muqueuse et de la papille génitale.

mais sous une forme plus ou moins rudimentaire. Ils sont situés sur le bord latéral des reins et présentent la même longueur que chez les femelles. Leur cavité peut exister ou être oblitérée, et de même ils peuvent communiquer ou non avec la cavité abdominale et avec le cloaque.

A l'extrémité antérieure des testicules, c'est-à-dire entre la glande sexuelle et le corps graisseux, il existe chez les *vrais Crapauds* le même organe jaune rougeâtre, que Spengel désigne dans l'ovaire sous le nom d'ORGANE DE BIDDER. Il se compose intérieurement de capsules, dont la structure est essentiellement la même que celle des *œufs véritables* jeunes, et dont le développement est identique à celui des œufs ovariens. Il n'est pas prouvé qu'ils concourent à la *production du sperme*. Il est certain dans tous les cas qu'il se développe dans quelques-unes de ces capsules des *spermatozoïdes*, de sorte que celles-ci présentent les conditions nécessaires au développement des éléments mâles aussi bien que des éléments femelles. Il n'est pas possible de préciser actuellement la signification physiologique de cet organe; on peut seulement dire que les glandes génitales des Crapauds présentent les conditions nécessaires au développement des deux sexes, lorsqu'elles ont déjà dépassé l'état d'indifférence sexuelle, et qu'elles subissent une transformation graduelle (Knappe).

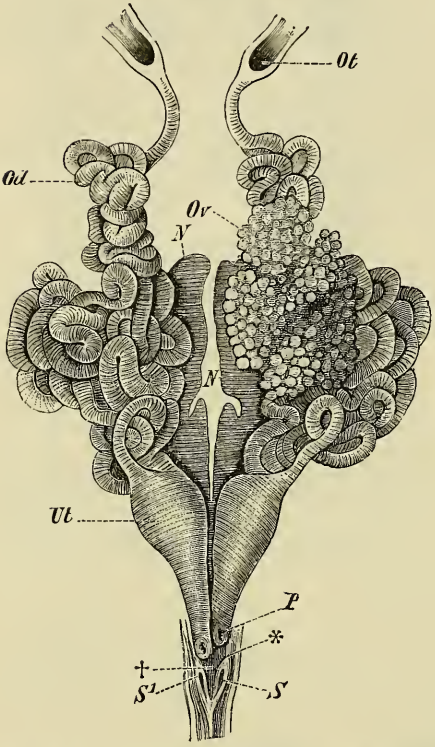


Fig. 292. — Appareil génito-urinaire de la *Rana esculenta* femelle.
Ov, ovaire (l'ovaire de l'autre côté a été enlevé); *Od*, oviducte; *Ot*, pavillon de l'oviducte; *Ut*, extrémité postérieure de l'oviducte renflé; *P*, orifice de l'oviducte dans le cloaque; *N*, rein; *S*, *S*¹, orifices des uretères dans le cloaque, situés sur deux plis longitudinaux (*) séparés par un intervalle profond (†).

Les OVAIRES des URODÈLES sont toujours conformés d'après un seul et même type. Ils représentent un sac allongé clos, à cavité unique. Par contre le sac ovarien des ANOURES est partagé en une série longitudinale de *poches* ou *chambres* (3 à 20) complètement séparées. Chez les uns comme chez les autres le mésoarium est bien développé et il n'y a jamais communication directe entre les ovaires et les oviductes. Ceux-ci présentent un orifice infundibuliforme libre, tout à fait en avant dans la cavité abdominale, à une grande distance de l'extrémité antérieure du rein; ils se dirigent de là en arrière jusqu'au cloaque, sur le bord latéral du rein. Presque droits dans le jeune âge, à l'époque du rut ils sont très flexueux et décrivent de nombreuses circonvolutions (fig. 292, *Od*). Un peu avant leur terminaison ils se dilatent et forment *une sorte d'utérus*, puis se rétrécissent de nouveau et viennent aboutir, en général séparément, à une papille située sur la paroi dorsale du cloaque (fig. 292,

Ut, *P*). Les extrémités des deux oviductes ne se réunissent en un canal commun que dans les genres *Bufo* et *Alytes*.

Les œufs, après s'être entourés d'une enveloppe gélatineuse sécrétée par les parois de l'oviducte, se disposent en *masses* (*Grenouilles*) ou en *cordons* (*Crapauds*) dans la portion terminale dilatée.

Les œufs de l'*Epicrium glutinosum* (ovipare), qui appartiennent au groupe des Amphibiens apodes présentent, d'après P. et F. Sarasin, un intérêt tout particulier, car ils rappellent tout à fait ceux des *Sauropsidés*. En premier lieu ils sont ovales et assez gros (9 millimètres de long et environ 3 millimètres de large), en second lieu ils possèdent un vitellus volumineux jaune paille, qui porte une cicatricule blanchâtre renfermant une vésicule germinative obscure. On y trouve en outre une *latebra* avec son pédicule comme dans l'*œuf d'Oiseau*. Dans l'oviducte ils sont entourés d'une couche épaisse d'albumine formant à chacun des pôles des *chalazes* qui réunissent les œufs les uns aux autres. Les œufs sont pondus dans la *terre*, de telle sorte que toutes les chalazes sont recourbées au centre de la masse des œufs. La mère s'enroule autour de la masse des œufs et les couvre en même temps qu'elle les protège contre le dessèchement et contre leurs ennemis. La fécondation est *intérieure*, comme le fait du reste prévoir le grand développement de l'appareil copulateur du mâle (voy. plus loin). La segmentation a lieu tout entière dans l'intérieur du corps de la mère; *elle est partielle et limitée à la cicatricule*. Elle rappelle involontairement celle de l'*œuf des Reptiles et des Oiseaux*. La vésicule ombilicale, volumineuse, très vasculaire, persiste pendant longtemps; elle ne disparaît que lorsque les larves ont atteint une longueur de 6 à 7 centimètres. A cette période les *branchies externes* commencent aussi à s'atrophier graduellement. Les jeunes vivent dans l'eau où ils se meuvent comme des Anguilles; ils ne possèdent alors ni branchies externes, ni branchies internes, mais seulement un trou branchial extérieur. Plus tard ils quittent l'eau pour vivre sur la terre.

Pour terminer disons quelques mots du corps adipeux, que nous avons mentionné à plusieurs reprises, qui existe chez tous les Amphibiens dans le voisinage des glandes génitales et qui est composé de substance adénoïde, de graisse, de leucocytes et de nombreux vaisseaux sanguins. Il a des rapports physiologiques très importants (rapports de nutrition) avec les glandes génitales, et c'est ce qui explique que les animaux en se réveillant de leur long sommeil hibernal, après être restés plusieurs mois sans prendre de nourriture, peuvent presque immédiatement, c'est-à-dire souvent déjà dans les premiers jours du printemps, donner naissance à des milliers de petits. Il est probable aussi qu'il se produit encore pour concourir à la nutrition des œufs une *histolyse du tissu musculaire*, semblable à celle que W. N. Parker a décrite chez le *Protopterus* et Miescher chez le *Saumon* (Wiedersheim). Il en est exactement de même aussi chez beaucoup de *Poissons* et de *Reptiles*, et la *glande hibernale* de certains Mammifères me paraît jouer un rôle semblable (voy. le chapitre relatif aux relations entre la mère et le fœtus).

Reptiles et Oiseaux.

Nous avons déjà indiqué au début de ce chapitre les différences que le système génito-urinaire présente chez les *Anamniens* et chez les *Amniotes*, de sorte que nous n'avons plus à y revenir.

Chez les *Sauropsidés* la forme des *glandes génitales* suit en général celle du corps. C'est ainsi que chez les *Chéloniens* elles sont larges, chez les *Serpents* et chez les *Sauriens serpentiformes* elles sont allongées. Dans ce dernier cas (et il en est de même aussi chez les *Lacertiliens*) elles sont asymétriques; les organes des deux côtés glissent, en effet, en

quelque sorte les uns sur les autres, de façon qu'au lieu d'être situés côte à côte, ils sont placés les uns derrière les autres.

Fig. 293.

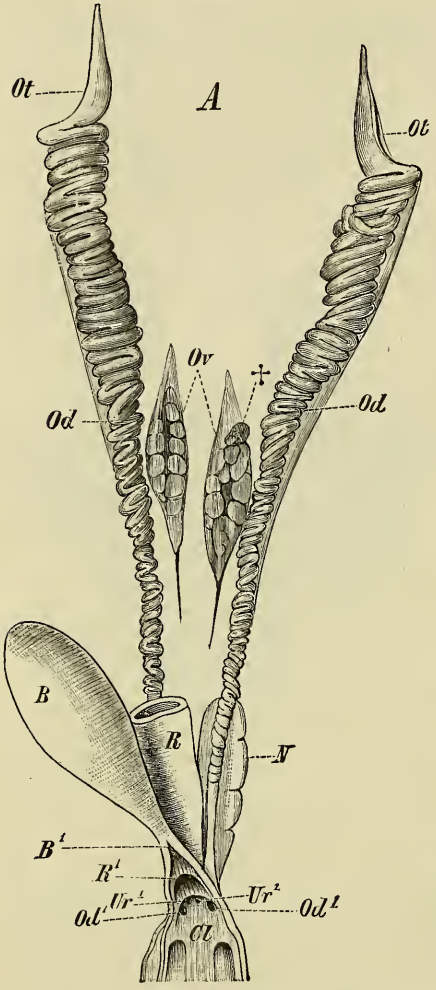


Fig. 294.

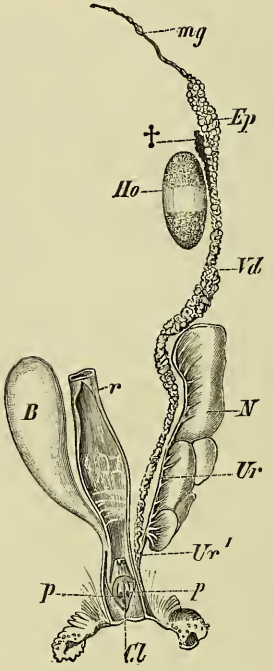


Fig. 293. — Appareil génito-urinaire du *Lacerta muralis* femelle.
N, *N*, rein ; *Ur*¹, orifice de l'uretère dans le cloaque (*Cl*) ; *B*, vessie urinaire ; *B*¹, col de la vessie urinaire fendu ; *R*, rectum ; *R*¹, orifice du rectum dans le cloaque ; *Ov*, ovaire ; †, reste du rein primitif ; *Od*, oviductes qui débouchent en *Od*¹ dans le cloaque ; *Ot*, pavillon de l'oviducte.

Fig. 294. — Appareil génito-urinaire de l'*Anguis fragilis* mâle (d'après LEYDIG).
Ho. testicule ; † corps jaune doré (capsule surrénale) ; *Ep*, épididyme ; *Vd*, canal déférent ; *p*, *p*, orifice sur une papille de la paroi dorsale du cloaque du canal déférent réuni à l'extrémité de l'uretère (*Ur*, *Ur*¹) ; *B*, vessie urinaire ; *r*, rectum ; *N*, rein ; *mg*, canal de Müller rudimentaire.

De la sorte, chaque ovaire a suffisamment de place pour se développer, et dans le cas où il se développe de très gros œufs, la glande génitale d'un des côtés disparaît graduellement ; c'est ainsi que chez les *Oiseaux*, par exemple, l'*ovaire gauche* peut seul fonctionner.

L'OVAIRE des *Reptiles* est un sac fibreux recouvert par le péritoine, dont la cavité est traversée par de nombreuses travées vasculaires et est remplie d'œufs. Dans ces chambres lymphatiques, la formation des follicules a eu lieu chez les *Reptiles* (1) comme chez les *Anamniens* pen-

(1) La couche des œufs primordiaux est située chez les Lézards femelles de chaque côté du ligament suspenseur de l'ovaire, à la face dorsale de ce dernier.

dant toute la vie, et nous avons vu plus haut qu'il en est de même aussi chez les Mammifères (et chez l'*Homme* jusqu'à l'époque de la ménopause).

Les *oviductes* (1), dont les parois renferment de nombreux éléments musculaires et des glandes destinées à sécréter la coque de l'œuf, ont toujours un pavillon très large et forment fréquemment de nombreux replis transversaux (fig. 293). A l'époque de la reproduction, ils augmentent et décrivent chez les *Oiseaux* de nombreuses circonvolutions (2).

Chez les Reptiles femelles il ne persiste des reins primitifs et des canaux de Wolff que quelques rares vestiges de couleur jaune brun, qui sont en voie de dégénérescence graisseuse. Ils correspondent à l'*épididyme* du mâle et sont disposés asymétriquement c'est-à-dire sur une *seule* rangée entre l'oviducte et la colonne vertébrale. Chez les femelles des *Ophidiens*, des *Chéloniens* et des *Ascalabotes*, le canal de Wolff persiste dans une plus grande étendue que chez les *Sauriens*.

Les TESTICULES des *Sauropsidés* ont la même situation que les ovaires (fig. 287, 293, 294); comme ceux-ci ils augmentent de volume à l'époque de la reproduction.

Ce sont des organes compacts, ovales, arrondis ou piriformes (fig. 294, *Ho*); ils se composent d'un assemblage de canalicules séminifères enchevêtrés, réunis par du tissu fibreux. Chez les *Oiseaux* on observe fréquemment une différence de grosseur entre le testicule droit et le testicule gauche. Sur le bord externe du testicule est situé chez les *Reptiles* (*Lacerta*, *Anguis*) le *corps jaune doré*, que l'on doit considérer comme une *capsule surrénale*, et, à ce même niveau, des canaux transversaux sortent du testicule et pénètrent dans l'épididyme (fig. 294, *Ep*).

Ce dernier est également formé de canaux entrelacés, auxquels fait suite finalement le *canal déférent* (*canal de Wolff*), qui, après un parcours droit ou plus ou moins flexueux, débouche par un orifice distinct dans le cloaque (fig. 294. *Vd*). Chez les Lacertiliens il vient se réunir avec l'extrémité postérieure de l'uretère.

Les *oviductes mâles* sont toujours rudimentaires; leur situation est exactement la même que celle des oviductes femelles. Leur cavité est souvent oblitérée de distance en distance; mais le pavillon peut être ouvert (*Emys europaea*) (3).

(1) Nous devons à Maria Sacchi un excellent travail sur la structure histologique de l'*oviducte des Sauropsidés*, ainsi que sur la nutrition de l'œuf par la sécrétion de l'oviducte (voy. la *Bibliographie*).

(2) Il n'est pas rare d'observer chez les *Oiseaux* une sorte d'hermaphrodisme (*androgynie*). Dans ce cas l'individu femelle prend les allures du mâle (voix, manifestation de l'instinct sexuel, etc.). En même temps se montrent des modifications dans la structure des organes génitaux, principalement dans la structure de l'ovaire qui ne présente plus de cellules sexuelles; la crête et les éperons se développent et le plumage prend la coloration caractéristique du mâle. D'ailleurs chez aucun Oiseau il n'y a un véritable hermaphrodisme anatomique.

(3) Parfois chez les *Lacertiliens* mâles, par exemple le *Lacerta viridis*, les deux oviductes ont, comme l'a montré Howes, un large pavillon et sont aussi développés que chez les femelles. Comme chez ces dernières, aussi l'oviducte droit est plus développé que le gauche. L'extrémité cloacale de l'oviducte gauche paraît remplir, comme on l'observe chez les *Sélaciens mâles*, le rôle de *vésicule séminale*. Le *testicule*, à l'opposé de certains *Amphibiens*, n'offre aucune trace d'hermaphrodisme dans sa structure et possède tous les attributs d'une glande génitale mâle.

Mammifères.

L'appareil génital ne s'étend plus ici dans toute la longueur de la cavité viscérale, comme c'est le cas dans les groupes inférieurs des Vertébrés; il est limité à la *région lombaire* et à la *région pelvienne*. En outre, par suite des relations intimes qui existent entre la mère et le fœtus, les organes génitaux sont bien plus différenciés que dans aucune autre classe de Vertébrés. La transition n'est cependant pas tout à fait brusque, car les formes inférieures de Mammifères, les Monotrèmes et les Marsupiaux présentent plusieurs points de rapprochement avec les *Oiseaux* et les *Reptiles*.

Ils consistent, chez les Monotrèmes, dans l'*oviparité*, l'*aspect racémeux de l'ovaire gauche plus développé que le droit*, la *persistance du cloaque*, la *séparation des canaux de Müller*. Ce dernier caractère, qui se retrouve aussi chez les *Marsupiaux*, exige, à cause de sa haute valeur morphologique, que nous lui accordions une attention toute spéciale.

Comme nous l'avons vu plus haut, il s'agit ici de la persistance de *dispositions phylétiquement* et *ontogéniquement inférieures*. Nous décrirons avec quelques détails les rapports que présentent les *Didelphides*, groupe le plus voisin des Monotrèmes (fig. 295 A).

Les utérus (*Ut*), nettement séparés des oviductes (*Od*) par un renflement, se rapprochent sur la ligne médiane où leurs extrémités postérieures se trouvent en contact immédiat. En ce point (fig. 295 A, †) ils sont séparés de chaque côté par un orifice distinct d'un autre segment du *canal de Müller*, qui leur fait suite en arrière et auquel on donne le nom de vagin. Les deux *vagins* (*Vg*) décrivent une courbure en anse, tournée en haut, se dirigent ensuite en arrière et débouchent dans un long *sinus uro-génital* (*Sug*). Les *uretères* (*Ur*) traversent ici, comme chez tous les Marsupiaux qui présentent la même disposition du vagin, l'anse que ceux-ci forment, avant d'aboutir à la vessie (*B*).

En partant de la conformation que nous venons d'exposer, on peut facilement en faire dériver les dispositions des organes génitaux femelles dans le groupe tout entier des Marsupiaux. On peut ainsi se représenter que chez le *Phalangista vulpina* et chez le *Phascolomys wombat* (fig. 295 B et C) les extrémités supérieures des vagins coudés, dans le cours du développement ancestral, se sont rapprochées de plus en plus et se sont dirigées en arrière, vers le sinus uro-génital. Il se forme de la sorte un cul-de-sac vaginal (fig. 295 B, C, *VgB*) qui, en s'allongeant, finit par arriver en contact avec la paroi supérieure du sinus uro-génital et par la traverser (formation d'un *troisième vagin*). Cette dernière disposition se trouve réalisée chez les *Macropus Benetti* et *Billardieri*.

Chez les Mammifères supérieurs aux Marsupiaux (*Mammifères monodelphes*), dans l'immense majorité des cas, il n'y a qu'un *seul vagin*, par suite de la soudure de la partie postérieure des deux *canaux de Müller;* le *cloaque* n'existe que pendant la période embryonnaire. La fusion des

canaux de Müller peut même s'étendre plus loin, et le degré d'étendue de cette fusion donne naissance aux *formes les plus diverses d'utérus*, auxquels on donne les noms d'UTÉRUS DOUBLE, BICORNE, BIPARTIT (fig. 296 A à D) (1). Les Primates ont un utérus simple (fig. 296 B), et, dans ce cas, *l'ébauche primitivement paire des canaux de Müller*

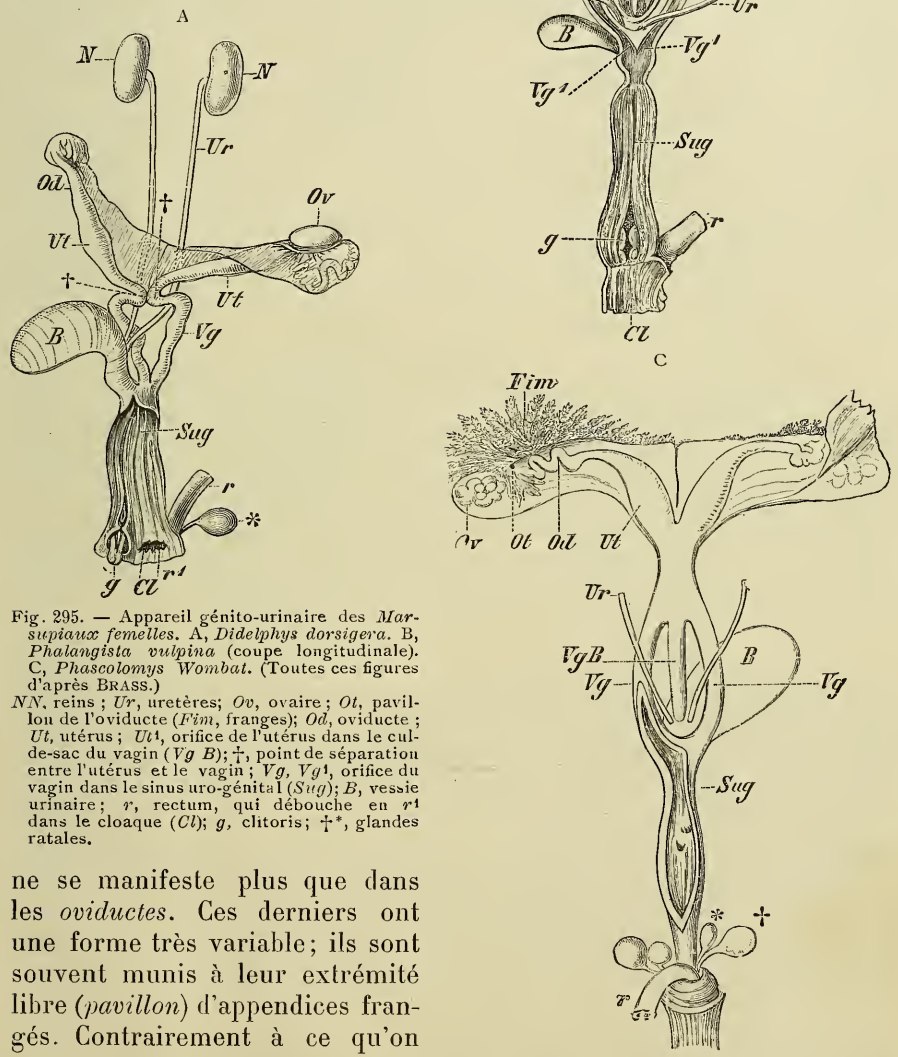


Fig. 295. — Appareil génito-urinaire des *Marsupiaux femelles*. A, *Didelphys dorsigera*. B, *Phalangista vulpina* (coupe longitudinale). C, *Phascolomys Wombat*. (Toutes ces figures d'après BRASS.)

NN, reins ; *Ur*, uretères; *Ov*, ovaire ; *Ot*, pavillon de l'oviducte (*Fim*, franges); *Od*, oviducte ; *Ut*, utérus ; *Ut'*, orifice de l'utérus dans le cul-de-sac du vagin (*Vg B*); †, point de séparation entre l'utérus et le vagin ; *Vg*, *Vg'*, orifice du vagin dans le sinus uro-génital (*Sug*); *B*, vessie urinaire ; *r*, rectum, qui débouche en *r'* dans le cloaque (*Cl*); *g*, clitoris; †*, glandes ratales.

ne se manifeste plus que dans les *oviductes*. Ces derniers ont une forme très variable; ils sont souvent munis à leur extrémité libre (*pavillon*) d'appendices frangés. Contrairement à ce qu'on

(1) En se basant sur ces faits, les « vices de conformation » des conduits génitaux femelles, que l'on observe parfois dans l'espèce humaine, doivent être considérés comme des *arrêts de développement* ou comme des *phénomènes d'atavisme*.

observe chez les Marsupiaux, les *uretères* embrassent toujours en dehors les conduits génitaux (1).

Chez quelques *Mammifères*, comme l'*Homme*, par exemple, il existe à l'embouchure du vagin dans le sinus uro-génital un repli de la muqueuse de forme très variable (HYMEN). Ce repli correspond, comme on l'a déjà vu, au *vérumontanum* chez le mâle.

Les OVAIRES sont en général petits, arrondis ou ovales; leur surface est lisse, bosselée ou sillonnée. Le point où les vaisseaux pénètrent dans l'intérieur de l'organe n'est pas recouvert par le péritoine et porte le nom de *hile*.

Je renverrai pour la structure histologique des ovaires et pour la formation de l'œuf à ce que j'ai déjà dit plus haut.

Dans le voisinage des ovaires, des oviductes et de l'utérus, sont situés les restes des reins primitifs, auxquels on donne le nom de PAROVAIRE. Ce sont ordinairement de petits tubes, terminés en cul-de-sac, disposés en réseau, qui sont réunis par un canal commun. Lorsque le canal de Wolff, qui communique avec le parovaire et qui se termine dans le sinus uro-génital, persiste chez la femelle, on lui donne le nom de CANAL DE GARTNER (fig. 279 H, *UNG*, *GG*).

C'est peut-être ici le moment de parler de la poche formée par un repli de la peau du ventre ou *marsupium*. Le marsupium commence à apparaître, comme nous l'avons vu quand nous nous sommes occupés des téguments, chez les *Monotrèmes*, et s'est transmis par hérédité aux *Marsupiaux*. Il est destiné à recevoir le jeune encore renfermé dans l'œuf (*Monotrèmes*) ou né dans un état d'imperfection extrême (*Marsupiaux*) et à établir ainsi pendant la lactation des relations entre la mère et sa progéniture.

Suivant le genre d'existence que mène l'animal (grimpeur, à station verticale, etc.), l'ouverture de la poche marsupiale, qui peut se fermer à l'aide d'un muscle particulier, est dirigée en avant ou en arrière. Le marsupium s'est aussi transmis par hérédité aux mâles, bien que souvent chez eux il n'existe qu'à l'état de vestiges.

Les TESTICULES ont, comme on sait, le même lieu d'origine que les *ovaires*. Mais tandis que ces derniers, dans leur développement ultérieur, ne descendent, en général, pas plus loin que le bassin, les testicules peuvent sortir de l'abdomen, traverser ses parois dans un canal de nouvelle formation, le CANAL INGUINAL, et pénétrer dans un sac appendiculé à la région hypogastrique, le SCROTUM. Dans cette migration, ils refoulent devant eux le péritoine, d'où résulte la formation du *canal vaginal;* et, suivant que celui-ci reste béant ou s'oblitère, les testicules peuvent à l'époque du rut rentrer dans l'intérieur de l'abdomen (*Rongeurs*, *Marsupiaux*, *Chiroptères*, *Insectivores*, etc.), grâce à la contraction du *muscle crémaster*, ou restent toute la vie au dehors.

(1) La paroi des canaux de Müller est formée comme chez les Vertébrés inférieurs (Amphibiens, Reptiles) de deux couches musculaires (tout comme la paroi de l'intestin). De ces deux couches primitives, qui se retrouvent encore chez les *Monotrèmes* et les *Marsupiaux*, dérive la musculature très différenciée et puissante des Mammifères supérieurs, dans la formation de laquelle les vaisseaux jouent le rôle principal.

Chez beaucoup de Mammifères les testicules restent toujours enfermés dans la cavité abdominale. Leur grosseur n'est pas toujours proportionnelle à la taille de l'animal ; ce sont des corps ovales, arrondis, lisses, dont l'enveloppe externe fibreuse (fig. 297, *A*) envoie souvent, mais pas toujours, des prolongements (*trabécules*) dans l'intérieur de l'organe (*t*, *t*). De la sorte, les canalicules séminifères sont groupés en *lobules* séparés les

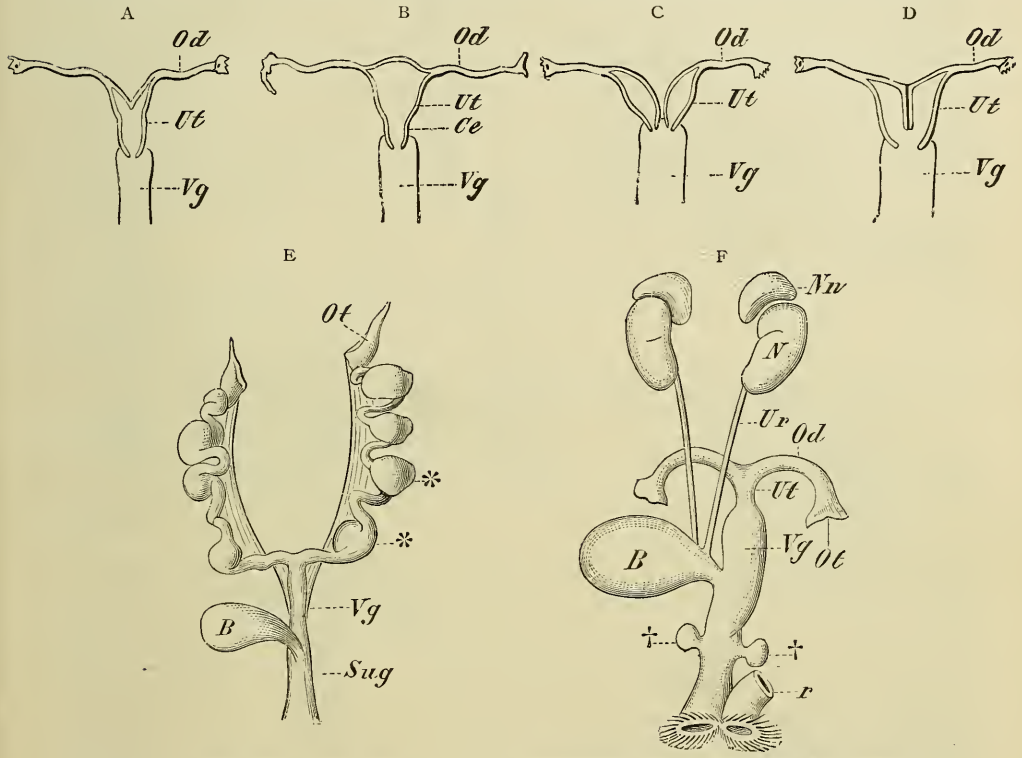


Fig. 296. — Différentes formes d'utérus. A, B, C, D, quatre schémas montrant les différents degrés de soudure des canaux de Müller. A, utérus double; D, utérus bipartit ; C, utérus bicorne ; B, utérus simple. E, appareil génito-urinaire d'une *Mustelina* avec des embryons (*) dans l'utérus. F, appareil genito-urinaire du *Hérisson*.
Od, Oviducte ; *Ut*, utérus ; *Vg*, vagin ; *Ce*, col de l'utérus ; *Ot*, pavillon de l'oviducte ; ††, glandes génitales ac essoires ; *r*, rectum ; *Sug*, sinus uro-génital ; *N*, reins ; *Nn*, capsules surrénales ; *Ur*, uretères, *B*, vessie urinaire.

uns des autres (*L*, *L*) et en même temps se trouve formé un réseau fibreux (*corps d'Highmore*, †), que traverse le *réseau de Haller*, c'est-à-dire les *canaux efférents* (*Ve*) pour se rendre à l'*épididyme* (*NH*).

Arrivés dans l'épididyme, les canaux efférents deviennent flexueux et constituent les *cônes vasculaires*, qui sont réunis par un canal collecteur commun, le *canal de l'épididyme* (fig. 297, *Cv*, *Cv*, *Vep*). Du dernier cône vasculaire part le *canal déférent* (*Vd*) ; celui-ci à son extrémité, avant de déboucher dans le sinus uro-génital, forme des diverticules glandulaires (*vésicules séminales*), qui peuvent prendre un développement excessif chez les Rongeurs et chez les Insectivores (fig. 298, *Sb*).

Les canaux déférents au delà des vésicules séminales prennent le nom de *canaux éjaculateurs*.

En dehors d'eux débouchent dans le *sinus uro-génital* chez quelques Mammifères les rudiments des *canaux de Müller*.

Chez l'Homme la partie inférieure (postérieure) de ces canaux persiste seule sous la forme d'une petite vésicule impaire (*utricule prostatique* ou *utérus masculinus*), enfoncée dans une glande génitale accessoire, la PROSTATE.

Fig. 297.

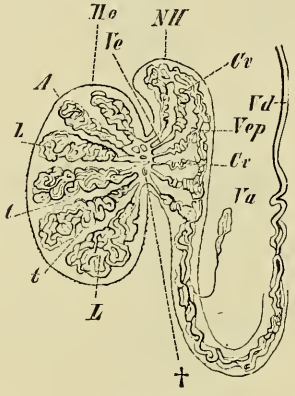


Fig. 297. — Schéma du testicule des *Mammifères*.
Ho, testicule; *NH*, épididyme; *Vd*, canal déférent; *A*, tunique albuginée du testicule, qui envoie en dedans des cloisons (*t*, *t*) et qui forme le corps d'Higmore (†); *L*, *L*, lobules formés par les canaux séminifères; *Ve*, canaux efférents (réseau de Haller); *Cv*, cônes vasculaires qui se déversent dans le canal collecteur (*Vep*); *Va*, vas aberrans.

Fig. 298.

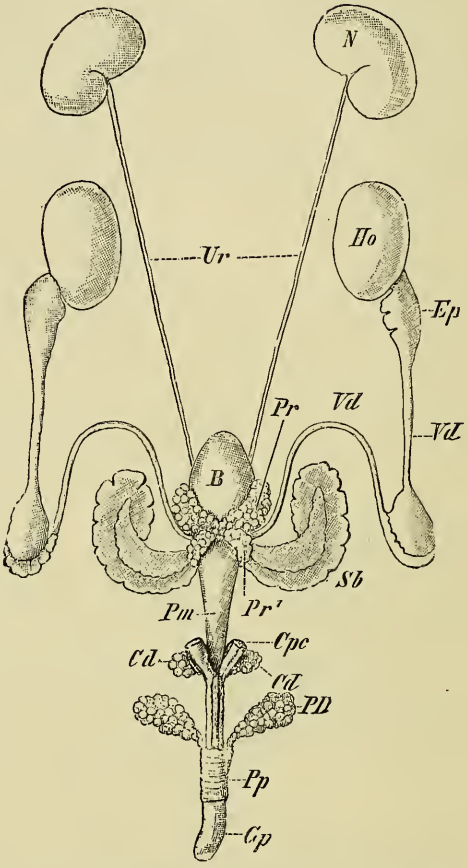


Fig. 298. — Appareil génito-urinaire du *Hérisson* mâle.
N, rein; *Ur*, uretère; *B*, vessie urinaire; *Pm*, partie membraneuse de l'urèthre; *Cpc*, corps caverneux; *Pp*, prépuce; *Gp*, gland du pénis; *PD*, glandes prépuciales; *Cd*, glandes de Cowper; *Pr*, *Pr'*, lobes de la prostate; *Sb*, vésicules séminales; *Ho*, testicule; *Ep*, épididyme; *Vd*, *Vd'*, canal déférent.

La *prostate* entoure plus ou moins complètement le sinus uro-génital; elle est formée par des tubes glandulaires réunis par du tissu fibreux et du tissu musculaire, qui déversent leur sécrétion dans le sinus uro-génital.

Organes d'accouplement.

Chez les PÉTROMYZONTES mâles il existe sur le bord de l'orifice cloacal un organe qui, au premier abord, paraît ressembler à un *pénis*. Mais un examen attentif montre que cet organe est un *diverticule de la paroi du*

corps pourvu d'un muscle particulier (1); en quelque sorte un prolongement tubuleux du *pore abdominal*. On ne sait si l'on doit le considérer comme un *organe copulateur*.

Chez les Sélaciens mâles une partie modifiée de la nageoire abdominale sert d'organe d'accouplement (*ptérygopode*) (2). Il est formé d'une série de pièces cartilagineuses articulées et mobiles les unes sur les autres, creusées d'une gouttière, et qui dérivent des *rayons de la nageoire*.

Le ptérygopode est introduit dans le *cloaque de la femelle* et de là dans l'*oviducte*, ses différentes pièces rapprochées les unes des autres; puis celles-ci sont écartées par un mécanisme musculaire spécial et le sperme est déversé dans l'oviducte qui se trouve distendu de la sorte. A cet appareil, conformé comme certains instruments de chirurgie, est annexée une *glande tubuleuse* entourée de fibres musculaires, qui rappelle par sa structure histologique la *glande du croupion* des Oiseaux.

Il n'est pas possible de décider actuellement si l'organe glandulaire et érectile découvert par Brock chez le *Plotosus anguillaris* de la famille des Silurides, et qui est situé derrière la papille uro-génitale, a des rapports avec la fonction sexuelle, bien que cela soit très probable.

Chez les mâles du genre brésilien de Téléostéens *Girardinus* la nageoire anale est transformée en organe copulateur par le développement d'un *appareil terminal linguiforme* et par d'autres modifications; il sert au mâle à fixer la femelle pendant l'accouplement (H. v. Jhering).

On ne sait que peu de chose sur la présence de dispositions semblables chez d'autres genres de Poissons osseux. Chez quelques *Cyprinodontes* la nageoire caudale présente des modifications spéciales.

En ce qui concerne les Amphibiens, il existe chez quelques *Urodèles* sur la paroi dorsale du cloaque une papille, qui est peut-être la première trace d'un organe d'accouplement externe, tel qu'on le rencontre chez les Vertébrés supérieurs. On n'a pas constaté d'une manière certaine comment elle concourt à l'accouplement, ni même si elle y remplit un rôle. Il est probable que chez ceux des Urodèles où le mâle enlace la femelle, comme par exemple chez la *Salamandra*, le cloaque de la femelle est entouré par les *lèvres du cloaque* du mâle, extrêmement développées et gonflées à l'époque des amours.

Le cône allongé du cloaque de l'*Euproctus Rusconii* (*Triton platycephalus*) est excessivement érectile chez le mâle. Il existe dans les deux sexes et s'ouvre en arrière et en dessus du côté de la racine de la queue. Il est dû à l'hypertrophie des lèvres qui entourent l'orifice du cloaque chez les autres Urodèles.

Il n'existe un véritable organe d'accouplement externe que chez les *Gymnophiones* (fig. 299); il est représenté par le cloaque qui atteint jusqu'à cinq centimètres de long et qui peut être dévaginé à l'extérieur par l'action de nombreux muscles spéciaux.

Chez les Reptiles il existe des organes d'accouplement de deux

(1) Ce muscle dérive des somites (A. Dohrn).
(2) Le *ptérygopode* sert en même temps d'organe de locomotion.

sortes: les uns se rencontrent chez les *Sauriens*, les *Serpents* (1), les *Scinques* et les *Amphisbènes*, les autres chez les *Tortues* et les *Crocodiles;* à ceux-ci se rattachent ceux des *Autruches*.

Les premiers se composent de *deux verges érectiles, situées en dehors du cloaque, au-dessous de la peau de la base de la queue*, qui sont retirées dans le cloaque ou déroulées en dehors par un mécanisme musculaire compliqué; le sperme s'écoule dans une goutlière disposée en spirale.

Partout — et cela s'applique aussi aux *Chéloniens* et aux *Crocodiles* — existent aussi chez les femelles, mais moins développés, des *organes*

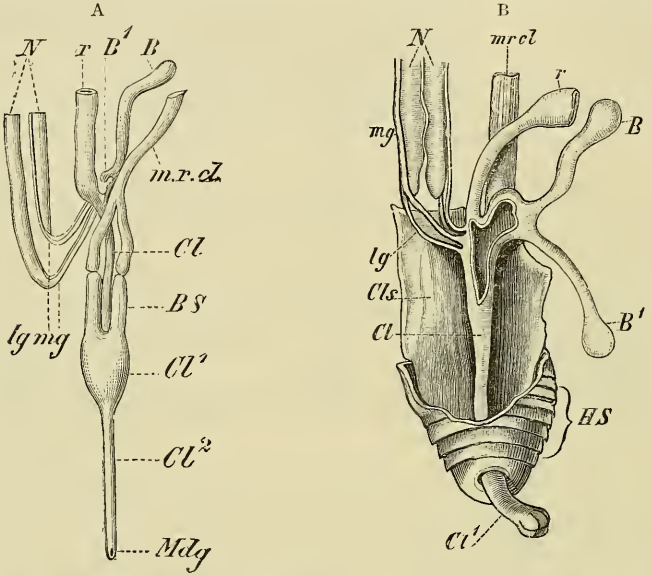


Fig. 299. — Partie postérieure de l'appareil génito-urinaire de l'*Epicrium glutinosum* (A) et de la *Coecilia lumbricoides* (B).

Cl, *Cl*¹, *Cl*², les différentes parties du cloaque; *BS*, culs-de-sac du cloaque. Dans la figure B, le cloaque est déroulé au dehors. *Cls*, gaîne du cloaque; *mrcl*, muscle rétracteur du cloaque; *B*, *B*¹, les deux cornes de la vessie; *N*, rein; *lg*, canal de Leydig; *mg*, canal de Müller; *r*, rectum; *mdg*, orifice du cloaque; *HS*, replis transversaux de la peau.

homologues des verges du mâle. Ils sont également au nombre de deux et portent le nom de CLITORIS.

Contrairement à ce qui a lieu chez les Sauriens et les Ophidiens, les organes d'accouplement des *Chéloniens* et des *Crocodiles* ne sont guère susceptibles de se dérouler au dehors. La *verge* se compose de deux lames fibreuses (bourrelets latéraux des auteurs) fixées à la paroi dorsale du cloaque, adossées sur le plan médian par leurs bords internes, présentant chacune dans l'intérieur une série de lacunes communiquant les unes avec les autres et remplies de sang, de sorte qu'elles représentent de *véritables corps érectiles* (*corps caverneux*). Elles sont revêtues par la muqueuse du cloaque qui renferme de nombreuses fibres

(1) Les *Serpents* possèdent des *glandes prépuciales*. Elles ont la forme de sacs, produisent une sécrétion à odeur forte et sont fixées en dessus à la colonne vertébrale.

musculaires lisses, et limitent une *gouttière longitudinale*, étendue de leur base jusqu'à leur extrémité postérieure, qui constitue un *gland*. Ce dernier est revêtu, au moins dans sa partie initiale, par du tissu érectile.

L'organe d'accouplement des Oiseaux se compose (chez la plupart des *Ratites* ainsi que chez plusieurs *Carinates*, tels que les Palmipèdes par exemple) d'un tube qui peut se dérouler au dehors, soutenu par deux corps fibreux et, qui à l'état de repos, est replové et repose sur le côté gauche du cloaque. L'organe déroulé est ramené dans le cloaque par un ligament élastique.

Les organes d'accouplement des Mammifères se divisent en deux groupes : ceux des *Monotrèmes* et ceux de *tous les autres Mammifères*. Parmi ces derniers, ceux des *Marsupiaux* forment une subdivision à

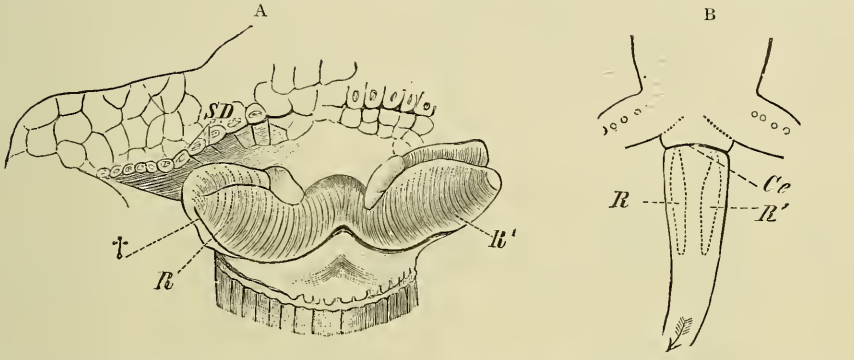


Fig. 300. — A, les deux pénis du *Lacerta agilis* déroulés au dehors. B, les deux pénis sont représentés à l'état de repos au-dessous de la peau de la base de la queue (d'après Leydig).
R,*R*¹, pénis; † gouttière en spirale qui sert à l'écoulement du sperme; *Ce*, fente transversale du cloaque; *Sd*, glandes fémorales.

part; chez tous, l'appareil femelle, bien qu'en général moins développé et non traversé par l'urèthre, est exactement conformé d'après le même type que l'appareil mâle.

Chez les *Monotrèmes* cet appareil est représenté par un sac, qui se développe à la limite du sinus uro-génital et du cloaque, qui est soudé à la paroi inférieure de ce dernier et dans lequel est caché l'organe copulateur. Chez tous les autres Mammifères il se développe aux dépens du tubercule génital, qui apparaît sur la paroi antérieure du cloaque. Ce dernier présente sur sa face inférieure un sillon aboutissant à l'orifice du *sinus uro-génital*, qui persiste pendant toute la vie comme chez la femelle, ou qui se transforme en *canal*, de sorte que le sinus acquiert un long prolongement tubuleux; dans ce dernier cas, qui ne se manifeste en général que chez le mâle, il se développe trois *corps érectiles* cylindriques; dans le premier cas, deux seulement, réunis par du tissu fibreux et en partie recouverts par des muscles qui donnent à l'organe la rigidité nécessaire à l'accouplement (fig. 301, *Cep*, *Ccu*).

À l'extrémité antérieure de l'organe se développe le gland (*gland du pénis*, *gland du clitoris*) (*Gp*), de forme excessivement variable, qui est

recouvert par un repli cutané, le PRÉPUCE, et qui est pourvu de corpuscules tactiles spéciaux d'une structure très simple.

Outre la PROSTATE, produite par la muqueuse qui tapisse le *sinus uro-génital*, il existe dans les deux sexes encore d'autres glandes génitales accessoires, qui déversent leur sécrétion dans la partie de l'*urèthre* recouverte par les corps caverneux, ou sous le *prépuce* du *gland*.

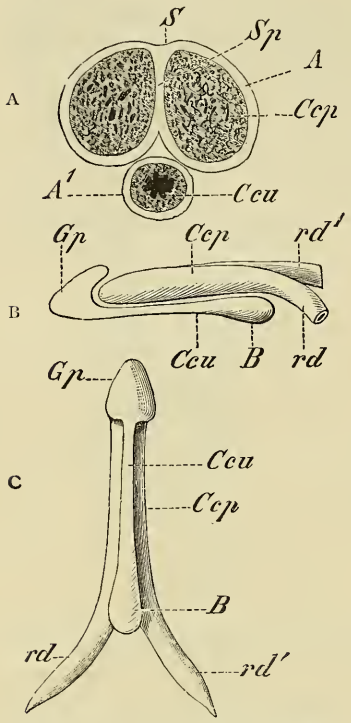


Fig. 301. — Pénis de l'*Homme* (demi-schématique). A, coupe transversale. B, face latérale. C, face inférieure.
A, tunique albuginée du pénis; *A*¹, tunique albuginée de l'urèthre; *Sp*, cloison entre les deux corps caverneux; *S*, sillon dorsal du pénis; *Ccp*, corps caverneux; *Ccu*, corps spongieux de l'urètre, qui en *Gp*, forme le gland et en *B* un renflement appelé bulbe; *rd*, *rd*¹, racines des corps caverneux.

Les premières s'appellent, chez le mâle les GLANDES DE COWPER (1), chez la femelle les GLANDES DE BARTHOLIN ou de DUVERNEY (2); les secondes sont désignées sous le nom de GLANDES PRÉPUCIALES OU GLANDES DE TYSON. Toutes présentent de grandes variations dans leur forme et leur grosseur; elles sont au nombre d'une seule paire ou de plusieurs paires.

Les *glandes de Cowper* sont situées dans le voisinage de l'extrémité postérieure du *corps spongieux de l'urèthre;* les *glandes de Bartholin* sont placées des deux côtés de l'entrée du vagin; elles débouchent dans le *vestibule du vagin*, dernier reste du sinus uro-génital.

Les *grandes lèvres*, qui entourent les organes génitaux externes de la femme, sont des replis de la peau renfermant beaucoup de graisse et couverts de poils; on ne les trouve ni chez les *Singes anthropoïdes* ni chez les *autres Singes*. Ces derniers sont également dépourvus de *mont de Vénus*. L'*Orang-Outang* a seul peut-être des vestiges de grandes lèvres. Chez tous les Singes le deuxième système de replis, les *petites lèvres*, qui existe aussi dans l'espèce humaine, limite seul le vestibule. Elles forment le *prépuce* et le *frein* du *clitoris* et, au point de vue embryologique, font partie du tubercule génital, à la face inférieure duquel elles se développent. Elles ont donc une autre signification morphologique que les grandes lèvres. Le *clitoris* est, d'une façon absolue et relative, plus gros chez les Singes que dans l'espèce humaine; à sa face inférieure il est bifurqué jusqu'à

(1) Les glandes de *Cowper* n'existent pas chez tous les Mammifères; c'est ainsi qu'elles manquent à plusieurs *Carnivores* et à tous les *Cétacés*.

(2) Les glandes de *Bartholin* font défaut à plusieurs *Carnivores*, au *Porc* et à tous les *Cétacés*.

l'orifice de l'urèthre (1). Chez les Singes il ne se développe jamais de véritable *hymen*.

Les femmes de certaines peuplades appartenant à la race éthiopique se distinguent aussi par le peu de développement des *grandes lèvres*, du *mont de Vénus* et des *poils* qui les recouvrent. Par contre les femmes hottentotes sont remarquables par ce que l'on appelle le *tablier des Hottentotes*, qui est dû à l'allongement hypertrophique des *petites lèvres* et du *prépuce* du *clitoris*. Le *vagin* est (comme chez les Singes) plus lisse, présente des plis moins saillants que chez les Européennes. Chez les *Japonaises* les *grandes et les petites lèvres*, ainsi que le *mont de Vénus* sont peu développés; les poils sont peu abondants (Bischoff).

Fig. 302.

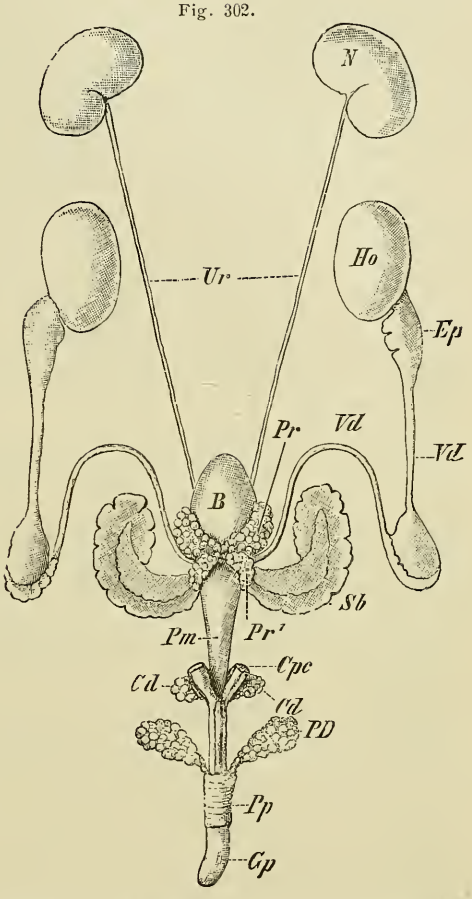


Fig. 302. — Appareil génito-urinaire du *Hérisson* mâle. *N*, rein; *Ur*, uretère; *B*, vessie urinaire; *Pm*, partie membraneuse de l'urèthre; *Cpc*, corps caverneux; *Pp*, prépuce; *Gp*, gland du pénis; *PD*, glandes prépuciales; *Cd*, glandes de Cowper; *Pr*, *Pr*¹, lobes de la prostate; *Sb*, vésicules séminales; *Ho*, testicule; *Ep*, épididyme; *Vd*, *Vd*¹, canal déférent.

Capsules surrénales.

On doit rattacher ces organes aux organes génito-urinaires, non seulement parce que chez beaucoup d'animaux ils ont des rapports étroits avec eux, mais encore parce que leur *développement* est connexe. Néanmoins il n'existe entre eux aucune relation *physiologique*.

Outre le système génito-urinaire, le SYSTÈME DU GRAND SYMPATHIQUE joue aussi un grand rôle (bien que probablement secondaire) dans leur formation; mais il règne encore beaucoup d'obscurité sur se sujet. J'y reviendrai d'ailleurs plus loin.

Les capsules surrénales se développent symétriquement de chaque côté de la colonne vertébrale.

Leur ébauche proviendrait chez les *Anamniens* du blastème du rein précurseur (?), tandis que chez les *Amniotes* elle dériverait, d'après Weldon, du *rein primitif*, c'est-à-dire de ses cordons sexuels. L'opinion de Mihal-

(1) Le *clitoris* est tantôt imperforé, tantôt perforé. Ce dernier cas s'observe par exemple chez les *Rongeurs*, les *Taupes*, les *Lémuriens*, etc.

covics paraît bien plus probable. Suivant lui *elle serait formée aux dépens de la partie antérieure de la glande génitale*, de très bonne heure, à une époque où *celle-ci est encore à l'état d'indifférence sexuelle*. Après s'être séparée de la glande génitale, la partie qui sert à la formation des capsules surrénales affecte d'autres rapports physiologiques, dont la nature nous est d'ailleurs complètement inconnue. Mais un fait est certain, c'est que *les capsules surrénales et les glandes génitales ont la même origine; elles proviennent de l'épithélium de cœlome* (*épithélium germinatif*).

Le *système sympathique* participe, avons-nous dit, au développement des glandes surrénales; au point où celui-ci a lieu, on observe une prolifération des cellules nerveuses des ganglions. Ces cellules de nouvelle formation se séparent graduellement et entrent en rapport avec les cordons des capsules surrénales. Chez les *Anamniens*, par exemple les *Sélaciens*, ces deux sortes d'éléments n'ont jamais de relations intimes, mais chez les Vertébrés supérieurs et en particulier chez les *Mammifères*, voici ce qu'on observe :

Le tissu nerveux provenant du sympathique est au début placé à l'*extérieur* de l'enchevêtrement des cordons des capsules surrénales; plus tard il pénètre entre ces derniers, s'enfonce dans les mailles de la substance conjonctive qui sert de charpente à l'organe et se rapproche de plus en plus du centre, de sorte que l'*on peut y distinguer une* COUCHE CORTICALE *formée par les cordons des capsules surrénales et une* COUCHE MÉDULLAIRE *composée des éléments du sympathique* (1).

Passons maintenant à la description de cet organe complètement développé.

Chez les *Sélaciens* les capsules surrénales forment deux rangées de petits lobes ou vésicules de 1 à 15 milimètres, situées à gauche et à droite de la colonne vertébrale. Ceux-ci présentent en partie une *disposition segmentaire* et se divisent en deux portions; l'une se développe, comme nous l'avons vu, aux dépens du mésoderme et se compose d'éléments vésiculeux clos, multinucléés, qui peuvent renfermer aussi des cellules à contenu graisseux. Dans l'autre portion on trouve des *cellules nerveuses sympathiques*, qui restent en communication pendant toute la vie par des filets nerveux avec les cordons du sympathique, qui leur ont donné naissance.

Elles s'étendent au-dessus de l'extrémité antérieure de la partie génitale du rein primitif (voy. le système génito-urinaire) et se réunissent en

(1) Comme nous l'avons fait remarquer, ces faits exigent encore de nouvelles recherches, car les descriptions des différents auteurs sont très divergentes et se contredisent même en partie.

C'est ainsi que Gottschau ne considère pas la substance médullaire comme de nature nerveuse chez les Mammifères, mais comme une masse semblable à l'écorce; il semble même incliner à admettre que la substance médullaire se développe aux dépens de la couche corticale, de sorte qu'il n'y aurait aucune différence essentielle dans leur genèse!

Il ne conteste pas la présence d'éléments nerveux dans la substance médullaire, mais il prétend qu'elle est si inconstante, que l'on ne doit pas la considérer comme caractéristique de cette dernière. En tous cas, d'après ses recherches, l'ébauche de celle-ci n'apparaît que beaucoup plus tard que celle de la couche corticale.

arrière avec celui-ci et le rein proprement dit, de sorte qu'elles peuvent passer facilement inaperçues. C'est précisément au niveau de la partie sexuelle du rein primitif et du rein proprement dit qu'elles présentent une disposition strictement segmentaire, tandis qu'en avant elles sont disposées irrégulièrement et en se fusionnant forment les *cœurs axillaires* (Semper).

Chez les *Téléostéens* l'existence des capsules surrénales n'a pas partout été démontrée d'une manière positive; quand elles existent, elles se forment, comme on l'a vu plus haut, aux dépens du *rein précurseur* transformé en tissu lymphoïde (adénoïde); dans d'autres cas elles sont intimement unies au *rein* (*rein primitif*) (1).

Chez les *Amphibiens* elles sont situées sur la face inférieure du rein primitif (*Anoures*) ou sur leur bord interne (*Urodèles*).

Chez les *Amniotes* les capsules surrénales forment de chaque côté une masse bien délimitée, plus uniforme. Chez les *Sauropsidés* elles sont jaune doré, allongées, à bord lisse ou lobé, et sont situées dans le voisinage immédiat de la glande génitale; chez les *Mammifères*, où à une certaine période du développement elles sont très volumineuses, elles ont des rapports étroits avec les *reins* (fig. 289 B, *N*, *N*), et c'est à ce fait qu'elles doivent leur nom.

Nous ne pouvons terminer ce chapitre sans mentionner une particularité caractéristique des capsules surrénales, c'est-à-dire la quantité extraordinaire de sang qu'elles renferment. Leurs artères, nombreuses et relativement grosses, viennent de l'*aorte;* mais il y a en outre une *circulation porte*. On l'a observée chez les *Amphibiens* et les *Reptiles*. Les veines afférentes sont des branches de la *veine porte rénale*.

Cette pléthore des capsules surrénales semble indiquer qu'elles remplissent pendant toute la vie un rôle physiologique important; mais jusqu'ici on ignore en quoi il consiste, et toutes les opinions que l'on a émises à ce sujet ne sont que de pures hypothèses. Nous mentionnerons néanmoins une observation de Gottschau qui conduit à admettre que ces organes (au moins chez les Mammifères) ont peut-être des rapports avec les fonctions sexuelles.

Les capsules surrénales paraissent en effet posséder un volume plus petit chez les Lapines pleines que chez celles qui ne le sont et chez les mâles. La substance corticale est en même temps élargie dans la zone externe et diminuée dans la zone interne; la substance médullaire est également diminuée.

Je doute que les recherches ultérieures confirment l'opinion de Gottschau, qui attribue aux capsules surrénales une fonction de sécrétion et qui admet que leur produit se déverse dans la *veine cave inférieure*.

Enfin mentionnons l'abondance de *pigment* et le grand nombre d'*espaces* et de *follicules lymphatiques* que renferment les capsules surrénales chez beaucoup de *Mammifères*. Le pigment se compose de cellules étoilées très délicates contenant un noyau ovale distinct; ces cellules sont anastomosées entre elles et forment un réseau

(1) Les capsules surrénales n'ont pas encore été découvertes chez les *Dipnoïques*.

à larges mailles ; elles sont généralement situées le long des capillaires. Ce tissu pigmentaire est tantôt plus, tantôt moins développé, ce qui tient à l'état physiologique différent de l'organe. Il ne paraît pas impossible que le pigment soit produit par les capsules surrénales elles-mêmes, qu'il soit entraîné avec la lymphe et vienne se déposer dans les ganglions lymphatiques voisins, qui en renferment souvent une grande quantité. D'après cette manière de voir les vaisseaux lymphatiques, qui existent aussi bien à la périphérie qu'au centre et dont le nombre dépasse beaucoup celui des vaisseaux sanguins, représenteraient les canaux excréteurs des produits spécifiques des capsules surrénales, que les anciens anatomistes ont si longtemps cherchés en vain (H. Stilling).

Bibliographie.

A. — ORGANES GÉNITO-URINAIRES

G. Balbiani. *Leçons sur la génération des Vertébrés.* Paris, 1879.

J. Beard. *The Origin of the segmental duct in Elasmobranchs.* Anat. Anz. 2e année, 1887.

E. van Beneden. *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire.* Gand et Leipzig, 1883.

R. Bonnet. *Ueber die ektodermale Entstehung des Wolff'schen Ganges bei den Säugethieren.* Münch. Medic. Wochenschrift. N° 30. 1887.

V. von Ebner. *Zur Spermatogenese der Säugethiere.* Arch. f. mikr. Anat. T. XXXI. 1888. (Renferme une bibliographie étendue.)

M. Flemming. *Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1886.

M. Fürbringer. *Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten.* Morph. Jahrb. T. IV. 1878. (Renferme une bibliographie étendue.)

W. Haacke. *Ueber die Entstehung des Säugethiers.* Biol. Centralbl. T. VIII. 1888.

R. Heidenhain. *Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Niere.* Arch. f. mikr. Anat. T. X. 1874.

Lereboullet. *Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés.* Nov. Act. Academ. Leop.-Car. 1851.

H. Ludwig. *Ueber die Eibildung im Thierreich.* Arb. aus d. zool.-zootom. Institut zu Würzburg. T. I. 1874.

E. Martin. *Ueber die Anlage der Urniere beim Kaninchen.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1888.

V. von Mihalcovics. *Entwicklungsgeschichte des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten.* Internat. Monatsschrift für Anat. und Histol. T. II. 1885.

K. Mitsukuri. *The ectoblastic origin of the Wolffian duct in Chelonia.* Zool. Anz. XIe année. 1888.

W. Nagel. *Das menschliche Ei.* Arch. f. mikr. Anat. T. XXXI. 1888.

R. Semon. *Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden.* Jenaische Zeitschr. f. Naturw. T. XXI. Nouv. sér. T. XIII. 1887. (Renferme une bibliographie étendue.)

C. Semper. *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbelthiere.* Arbeit. aus d. zool.-zootom. Institut zu Würzburg. T. II. 1875.

Id. *Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen.* Ibid. T. II.

Comte F. Spee. *Ueber directe Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1884.

J. v. Perényi. *Entwicklung des Amnion, Wolff'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien.* Zool. Anz. XIe année, 1888.

W. Waldeyer. *Bau und Entwicklung der Samenfäden.* Anat. Anz. IIe année, 1887. (Renferme toute la bibliographie de la spermatogenèse.)

Id. *Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen.* Arch. f. mikr. Anat. T. XXXII. 1888.

A. Weismann. *Ueber die Vererbung.* Jena, 1883.

Id. *Ueber Leben und Tod.* Jena, 1884.

Id. *Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen.* Biol. Centralbl. T. IV. 1885.

Id. *Die Continuität des Keimplasmas.* Jena, 1885.

Id. *Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung.* Jena, 1886.

J. W. van Wijhe. *Die Betheiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges.* Zool. Anz. IX^e année, 1886.

F. M. Balfour. *A monograph on the development of Elasmobranch Fishes.* London, 1878.

E. Beddard. *Observations on the ovarium ovum of Lepidosiren (Protopterus).* Proc. Zool. Soc. London, 1886.

A. Brass. *Beiträge zur Kenntniss des weiblichen Urogenitalsystems der Marsupialier.* Dissert. inaugurale. Leipzig, 1880.

M. Braun. *Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien.* Arb. a. d. zool.-zootom. Institut zu Würzburg. T. IV. 1877.

J. Brock. *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische.* Morphol. Jahrb. T. IV. 1878.

G. Cattaneo. *Sugli organi riproduttori femminli dell' Halmaturus Benetti Gould.* Milano, 1882.

J. T. Cunningham. *On the structure and development of the reproductive elements in Myxine glutinosa.* Quart. Journ. of Microscop. Science. T. XXVII. 1887.

M. Fürbringer. *Zur Entwicklung der Amphibienniere.* Heidelberg, 1877.

W. Haacke. *Meine Entdeckung des Eierlegens der Echidna hystrix.* Zool. Anz. VII^e année, 1884.

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier.* Tübingen, 1872.

W. Müller. *Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen.* Jenaische Zeitschr. T. IX. 1875.

G. Paladino. *Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi etc.* (Dal Laboratorio d'Istologia e Fisiologia generale dell' Università di Napoli.) Napoli, 1887. (Un extrait de ce mémoire se trouve dans Anat. Anz. 2^e année, 1887).

E. Pflüger. *Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen.* Leipzig, 1863.

H. Rathke. *Ueber die Geschlechtstheile der Fische.* Neueste Schrift der Naturf. Gesellsch. zu Danzig. T. I. Halle, 1824.

Id. *Zur Anatomie der Fische.* Arch. f. Anat. und Physiol. 1836.

M. Sacchi. *Contribuzione all' istologia dell' ovidotto dei Sauropsidi.* Atti Soc. Ital. di Sc. Nat. T. XXX. Milano, 1887.

J. W. Spengel. *Das Urogenitalsystem der Amphibien.* Arbeit. a. d. zool.-zootom. Institut der Univ. Würzburg. T. III. 1876.

F. Stuhlmann. *Zur Kenntniss des Ovariums der Aalmutter (Zoarces viviparus, Cuv.).* Abhandl. aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. T. X. Hamburg, 1887.

Tafani. *Sulle condizioni uteroplacentari della vita fetale.* Firence, 1886.

Turner. *Observations on the structure of the human placenta.* Journ. of Anat. and Physiol. T. VII. 1873.

Id. *Some general observations on the placenta with special reference on the theorie of evolution.* Ibid. T. XI. 1877.

Id. *Lectures on the anatomy of the placenta.* Edinburg, 1876.

(Dans ces travaux de Turner et de Tafani on trouvera la bibliographie des ouvrages les plus importants sur le placenta.)

W. Waldeyer. *Ueber den Placentarkreislauf des Menschen.* Sitz.-Ber. d. Preuss. Acad. der Wissensch. zu Berlin. T. VI. 1887.

Id. *Eierstock und Ei.* Leipzig, 1870.

R. Wiedersheim. *Die Anatomie der Gymnophionen.* Jena, 1879.

Id. *Salamandrina perspicillata.* Genua, 1875.

J. W. van Wijhe. *Ueber die Entwicklung des Excretionsystemes und andrer Organe bei Selachiern.* Anat. Anz. III^e année, 1888.

B. — CAPSULES SURRÉNALES

M. Braun. *Ueber Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien.* Arbeit. a. d. zool. zootom. Institut der Univ. Würzburg. T. V.

Janosik. *Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere.* Arch. f. mikr. Anat. T. XXII. 1883.

V. von Mihalcovics. *Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten.* Internat. Monatschrift für Anat. und Histol. T. II. 1885.

Mitsukuri. *On the development of the suprarenal bodies in Mammalia.* Quart. Journ. of Microsc. Science. London, 1882.

Räuber. *Zur feineren Structur der Nebennieren.* Dissert. inaug. Berlin, 1881.

H. Stilling. *Zur Anatomie der Nebennieren.* Virchow's Archiv. T. CIX. 1887.

W. Weldon. *On the head kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the suprarenal bodies.* Stud. from the Morphol. Laboratory in the University of Cambridge. T. II. 1884.

Id. *On the suprarenal bodies of Vertebrata.* Quart. Journ. of Microsc. Science. 1885.

INDEX

Amygdales. Voy. Tonsilles.
Anneau orbitaire (des Poissons), 75.
Appareil éjaculateur des Gymnophiones, 211.
— génito-urinaire, 342.
— — (développement), 342.
— operculaire des Poissons, 71.
Appendice vermiculaire, 270.
— pylorique, 268.
Aqueducs du vestibule et du limaçon. Voy. Conduits endolymphatique et périlymphatique.
Arcs branchiaux en général, 65.
— — des Acraniens, 69.
— — des Sélaciens et des Chimères, 70.
— — des Ganoïdes, 71.
— — des Dipnoïques, 74.
— — des Télostéens, 73.
— — des Cyclostomes, 69.
— — des Urodèles, 79.
— — des Anoures, 80.
— — des Reptiles, 81.
— — des Oiseaux, 84.
— — des Mammifères, 87.
Arc hyoïdien, 65.

Basiptérygium, 107.
Blastoderme, 5.
Blastospore, 6.
Bourgeons terminaux et cellules en bâtonnet, 190-195.
Bourgeons terminaux et cellules en bâtonnet des Poissons, 191.
Bourgeons terminaux et cellules en bâtonnet des Amphibiens, 191.
Bourgeons terminaux et cellules en bâtonnet des Reptiles, 195.
Bourgeons terminaux et cellules en bâtonnet des Mammifères, 195.
Bourse de Fabricius, 270.
Branchies (généralités et développement), 278.
Branchies des Poissons, 280.
— de l'Amphioxus, 280.
— des Cyclostomes, 281.
— de l'Ammocète, 281.
— des Pétromyzontes, 281.
Branchies des Myxinoïdes, 281.
— des Sélaciens, 282.
— des Ganoïdes et des Téléostéens, 282.
— des Dipnoïques, 283.
— des Amphibiens, 283.
— des Urodèles, 283.
— des Anoures, 284.
— des Gymnophiones, 286.
Bronches. Voy. Voies aériennes.
Bulbe artériel. Voy. Cœur.

Caisse du tympan. Voy. Organe de l'ouïe.
Canal de Botal, 317.
— de Cuvier, 310, 325.
— de Gartner, 347.
— de Müller, 345.
— de Wolff, 346.
— du rein céphalique. Voy. Canal du rein précurseur.
— du rein précurseur, 342.
— primaire du rein primitif, 342.
— secondaire du rein primitif (canal de Leydig), 345.
— endolymphatique et périlymphatique, 239.
— intestinal (généralités et développement), 243.
— intestinal (histologie de la muqueuse), 270.
— naso-lacrymal, 225.
Canaux excréteurs de la bile, 274.
Capsules surrénales, 377.
Carpe. Voy. Squelette des membres.
Cartilage de Merkel (généralités), 66.
Cartilages ou os interépineux, 94.
Cavité buccale (organes de la), 247.
Ceinture pelvienne, 101.
— — des Poissons et des Dipnoïques, 101.
— — (configuration générale) chez tous les Vertébrés supérieurs aux Poissons, 102.
— — des Amphibiens, 102.
— — des Reptiles, 103.
— — des Oiseaux, 105.
— — des Mammifères, 105.

Ceinture scapulaire des Poissons, 95.
— — des Amphibiens, 96.
— — des Reptiles, 98.
— — des Oiseaux, 99.
— — des Mammifères, 100.
Cellules en bâtonnet. Voy. Bourgeons terminaux.
Cellules sexuelles. Voy. Produits sexuels.
— tactiles et corpuscules tactiles, 195.
Cerveau. Voy. Encéphale.
Cervelet. Voy. Encéphale.
Chorion, 334-336.
Choroïde et fente choroïdienne. Voy. Organe de la vue.
Circulation fœtale, 309.
Cloaque. Voy. Intestin terminal et système génito-urinaire.
Cœcum, 269.
Cœlome (développement), 7.
Cœur et ses vaisseaux, 313.
— des Poissons, 313.
— des Dipnoïques, 314.
— des Amphibiens, 315.
— des Reptiles, 318.
— des Oiseaux, 320.
— des Mammifères, 320.
Colonne vertébrale, 34.
— — des Poissons, 36.
— — de l'Amphioxus, 36.
— — des Cyclostomes, 36.
— — des Ganoïdes, Dipnoïques, Sélaciens et Téléostéens, 37.
— — des Amphibiens, 40.
— — des Reptiles, 44.
— — des Dinosauriens, 46.
— — de l'Archaeopteryx, 47.
— — des Oiseaux, 47.
— — des Mammifères, 50.
Cône artériel. Voy. Cœur.
Copules (généralités), 66.
Coracoïde. Voy. Ceinture scapulaire.
Corde dorsale, 11, 34.
Cornée. Voy. Organe de la vue.
Corpuscules en massue, 197.
— de Pacini. Voy. Corpuscules en massue.
— de Vater. Voy. Corpuscules en massue.
Côtes (développement), 52.
— des Poissons et des Dipnoïques, 53.
— des Amphibiens, 54.
— des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères, 55, 56, 57.
— (vraies et fausses), 55.
Crâne. Voy. Squelette céphalique.

Dents (généralités et développement), 247.
— des Poissons, 248.
— des Amphibiens, 249.
— des Reptiles et des Oiseaux fossiles, 249.
Dents des Mammifères, 251.
Dentition. Voy. Dents.
Derme. Voy. Téguments.
Diaphragme, 135.

Ecailles (développement), 31.
— des Poissons, 31.
— des Amphibiens, 32.
— des Reptiles, 33.
Eléments paracordaux, 63.
Eminences nerveuses et leurs différentes modifications (ligne latérale), 191.
Encéphale (développement), 144.
— (enveloppes), 149.
— des Poissons, 151.
— des Dipnoïques, 158.
— des Amphibiens, 158.
— des Reptiles, 160.
— des Oiseaux, 166.
— des Mammifères, 168.
— des Mammifères fossiles, 172.
Endolymphe. Voy. Organe de la vue.
Epiderme. Voy. Téguments.
Episternum des Amphibiens, 59.
— des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères, 60.
Estomac. Voy. Intestin antérieur.
Event, 70.
Extrémités libres, 107.

Fécondation, 4.
Fenêtre ovale et fenêtre ronde. Voy. Organe de l'ouïe.
Feuillets blastodermiques (développement), 5.
Foie (généralités et développement), 274.
Formations épidermiques, 16.

Glande adipeuse, 340.
— de Harder. Voy. Glandes de l'œil.
Glandes de la bouche (généralités et développement), 253.
Glandes de la bouche des Amphibiens, 254.
— — des Reptiles, 254.
— — des Oiseaux, 255.
— — des Mammifères, 255.
— lacrymales. Voy. Glandes de l'œil.
— de la peau, 16.
— de l'œil, 324.
— de Meibomius. Voy. Glandes de l'œil.
— mammaires (structure et développement), 27.
— mammaires surnuméraires, 30.
Glande thyroïde, 259.
Grand sympathique (généralités), 187.

Hyomandibulaire (généralités), 66.

Intestin antérieur, 263.
— buccal, 246.

Intestin moyen, 267.
— postérieur. Voy. Intestin terminal.
— terminal, 269.

Labyrinthe membraneux, 227.
— osseux, 228.
Lame spirale osseuse, lame spirale membraneuse. Voy. Organe de l'ouïe.
Langue, 256.
Larynx. Voy. Voies aériennes.
Ligne latérale. Voy. Organes des sens de la peau.
Limaçon, 227.
— des Mammifères, 237.

Membrane branchiostège des Sélaciens et des Chimères, 71.
Membrane branchiostège des Téléostéens, 73.
Membrane branchiostège des Dipnoïques, 76.
Membres (développement), 93.
— impairs, 94.
— des Poissons, 107.
— des Vertébrés supérieurs en général, 110.
— des Amphibiens, 113.
— des Reptiles, 114.
— des Oiseaux, 116.
— des Mammifères, 118.
Mésonéphros. Voy. Rein primitif.
Métanéphros. Voy. Rein.
Moelle épinière, 143.
— — (développement), 141.
— — (enveloppes), 149.
Muscles cutanés, 124, 131.
— de l'œil, 222.
— des membres, 134.
— du squelette viscéral et de la tête (généralités), 128.
— du squelette des Poissons, 128.
— — des Amphibiens, 129.
— — des Amniotes, 130.
— du tronc (généralités), 124.
— — des Poissons, 125.
— — des Amphibiens, 125.
— — des Reptiles, 126.
— — des Oiseaux, 127.
— — des Mammifères, 127.
Myologie, 122.

Nageoires impaires. Voy. Membres impairs.
— paires, 107.
Nerfs craniens (généralités), 174.
— — (leur importance pour la métamérie du crâne), 178.
Nerf olfactif, 180.
— optique, 181.
Nerfs des muscles de l'œil (moteur oculaire commun, pathétique, moteur oculaire externe), 181.
Nerf trijumeau, 182.
Nerfs facial et acoustique, 181.
— glosso-pharyngien et vague, 185.
— accessoire de Willis (spinal), 186.
— grand hypoglosse, 187.
Nerfs rachidiens, 176.

Œil. Voy. Organe de la vue.
— pariétal ou pinéal, 147.
Œsophage. Voy. Intestin antérieur.
Œuf (développement, segmentation, etc.), 2-6.
Opercule (appareil operculaire) des Chimères, 70.
Opercule des Ganoïdes, 71.
— des Téléostéens, 73.
— des Dipnoïques, 76.
Oreille externe, moyenne, interne. Voy. Labyrinthe.
Organe de Jacobson, 210.
— de l'odorat (généralités et développement), 198.
— de l'odorat des Poissons, 200.
— — des Dipnoïques, 203.
— — des Amphibiens, 204.
— — des Reptiles, 205.
— — des Oiseaux, 206.
— — des Mammifères, 207.
Organe de l'ouïe (généralités et développement), 226.
— — des Poissons et des Dipnoïques, 230.
— — des Amphibiens, 232.
— — des Reptiles et des Oiseaux, 234.
— — des Mammifères, 235.
Organe de la vue (généralités et développement), 212.
Organe de la vue des Poissons, 215.
— — des Dipnoïques, 216.
— — des Amphibiens, 217.
— — des Reptiles et des Oiseaux, 218.
— — des Mammifères, 219.
Organes d'accouplement, 372.
— — des Poissons, 372.
— — des Amphibiens, 373.
— — des Reptiles, 373.
— — des Oiseaux, 375.
— — des Mammifères, 375.
Organes de la circulation (généralités), 308.
— de la respiration (généralités et développement), 278.
Organes des sens (généralités), 190.
— — de la peau, 191.

Organes des sens de la peau des Poissons, 191.
Organes des sens de la peau des Amphibiens Voy. Éminences nerveuses, 191.
Organes des sens de la peau des Reptiles, 195, 197.
Organes des sens de la peau des Oiseaux, 196, 197.
Organes des sens de la peau des Mammifères, 195, 197.
Organes digestifs, 243.
— électriques, 137.
— génitaux en général. Voy. Appareil génito-urinaire.
Organes génitaux des Poissons et des Dipnoïques, 360.
Organes génitaux des Amphibiens, 362.
Organes génitaux des Reptiles et des Oiseaux, 365.
Organes génitaux des Monotrèmes et des Marsupiaux, 368.
Organes génitaux des autres Mammifères, 370.
Organes génitaux externes. Voy. Organes d'accouplement.
Organes urinaires, 342, 351.
Organes urinaires des Poissons et des Dipnoïques, 351.
Organes urinaires des Amphibiens, 352.
— — des Reptiles et des Oiseaux, 356.
— — des Mammifères, 358.
Os. Voy. Squelette.
Os de la tête (développement et groupement), 67.
Osselets de l'ouïe, 91.
Otolithes. Voy. Organe de l'ouïe.
Ouraque, 312.
Ovaires. Voy. Organes génitaux.

Palato-carré (généralités), 66.
— des Sélaciens et des Chimères, 70.
— des Ganoïdes, 72.
— des Téléostéens, 73.
— des Dipnoïques, 75.
Pancréas, 276.
Parties accessoires de l'œil, 222.
Paupières, 223.
Périlymphe. Voy. Organe de l'ouïe.
Péritoine, 244.
Pigment (de la peau des Amphibiens), 19.
Placenta (relations entre la mère et le fœtus), 333.
Plumes (développement), 21.
Poils (structure et développement), 24.
Pores abdominaux, 304.
Poumons, 288, 295.
— des Dipnoïques, 295.
— des Amphibiens, 295.
— des Reptiles, 296.
— des Oiseaux, 297.
Poumons des Mammifères, 301.
Pourpre rétinien, 222.
Produits sexuels (développement), 348.
Pronéphros. Voy. Rein précurseur.
Protovertèbres. Voy. Somites.
Ptérygo-palatin (généralités), 66.
Ptérygopode, 373.

Rate, 340.
Rectum. Voy. Intestin terminal.
Régions de la tête, 64.
Rein (des Anamniens). Voy. Organes urinaires.
Rein des Amniotes (développement), 347.
— céphalique. Voy. Rein précurseur.
— précurseur, 342.
— primitif, 342.
Réseaux admirables, 338.
Rétine, 220.
Rostre du squelette céphalique des Sélaciens, 70.
Rostre du squelette céphalique des Ganoïdes, 71.

Sacs aériens des Oiseaux, 298.
Sac vitellin, 9, 333.
Sens de la peau. Voy. Organes des sens.
Somites, 7.
Spermatozoïdes, 350.
Squelette, 31.
— céphalique (développement), 63.
— — membraneux, cartilagineux, 62.
— — osseux, 67.
— — (théorie vertébrale du), 62.
— — des Poissons, 69,
— — des Dipnoïques, 74.
— — des Amphibiens, 76.
— — des Reptiles, 81.
— — des Oiseaux, 84.
— — des Mammifères, 87.
— de la face, 62.
— dermique (exosquelette), 30.
— — des Poissons et des Dipnoïques, 30.
— — des Amphibiens, 32.
— — des Reptiles, 33.
— — des Mammifères, 34.
— viscéral (arcs branchiaux), 65.
Sternum (développement), 57.
— des Amphibiens, 57.
— des Reptiles, 59.
— des Oiseaux, 59.
— des Mammifères, 59.
Système artériel, 321.
— — (développement), 308.
— lymphatique, 338.
— nerveux (généralités), 141.
— — central, 141.
— — périphérique, 173.

Système vasculaire Voy. Organes de la circulation.
— veineux, 323.
— — (développement), 323.

Tarse. Voy. Membres.
Téguments, 16.
— des Poissons et des Dipnoïques, 17.
— des Amphibiens, 18.
— des Reptiles, 19.
— des Oiseaux, 20.
— des Mammifères, 24.
Testicules. Voy. Organes génitaux.
Thymus, 261.
Tonsilles, 339.
Trachée. Voy. Voies aériennes.
Trompe d'Eustache. Voy. Organe de l'ouïe.
Trabécules du crâne, 63.
Tube neural (tube médullaire), 11.
Tube vertébral (métamérie du corps des Vertébrés), 11.
Tube viscéral, 11.
Tympan, 230.

Uretère. Voy. Organes urinaires et appareil génito-urinaire.
Utérus. Voy. Organes génitaux.

Valvule spirale (de l'intestin), 268.
Veines cardinales, 310, 323.
Vertébrés (développement paléontologique), 15.
Vertébrés (division du corps), 11.
— (classification), 14.
Vésicule biliaire. Voy. Organes annexes du canal intestinal.
Vésicule blastodermique, 5.
— ombilicale. Voy. Sac vitellin.
Vessie natatoire et poumons (généralités), 287.
Vessie natatoire (développement), 287.
— — des Poissons, 287.
— urinaire. Voy. Organes urinaires et appareil génito-urinaire.
Voies aériennes (généralités), 289.
— des Dipnoïques et des Amphibiens, 290.
— des Reptiles, 291.
— des Oiseaux, 292.
— des Mammifères, 294.

Yeux accessoires, 18.

Typographie Paul SCHMIDT, 5, avenue Verdier, Grand-Montrouge (Seine).